

水産総合研究センター 研究報告

23

平成20年 2 月

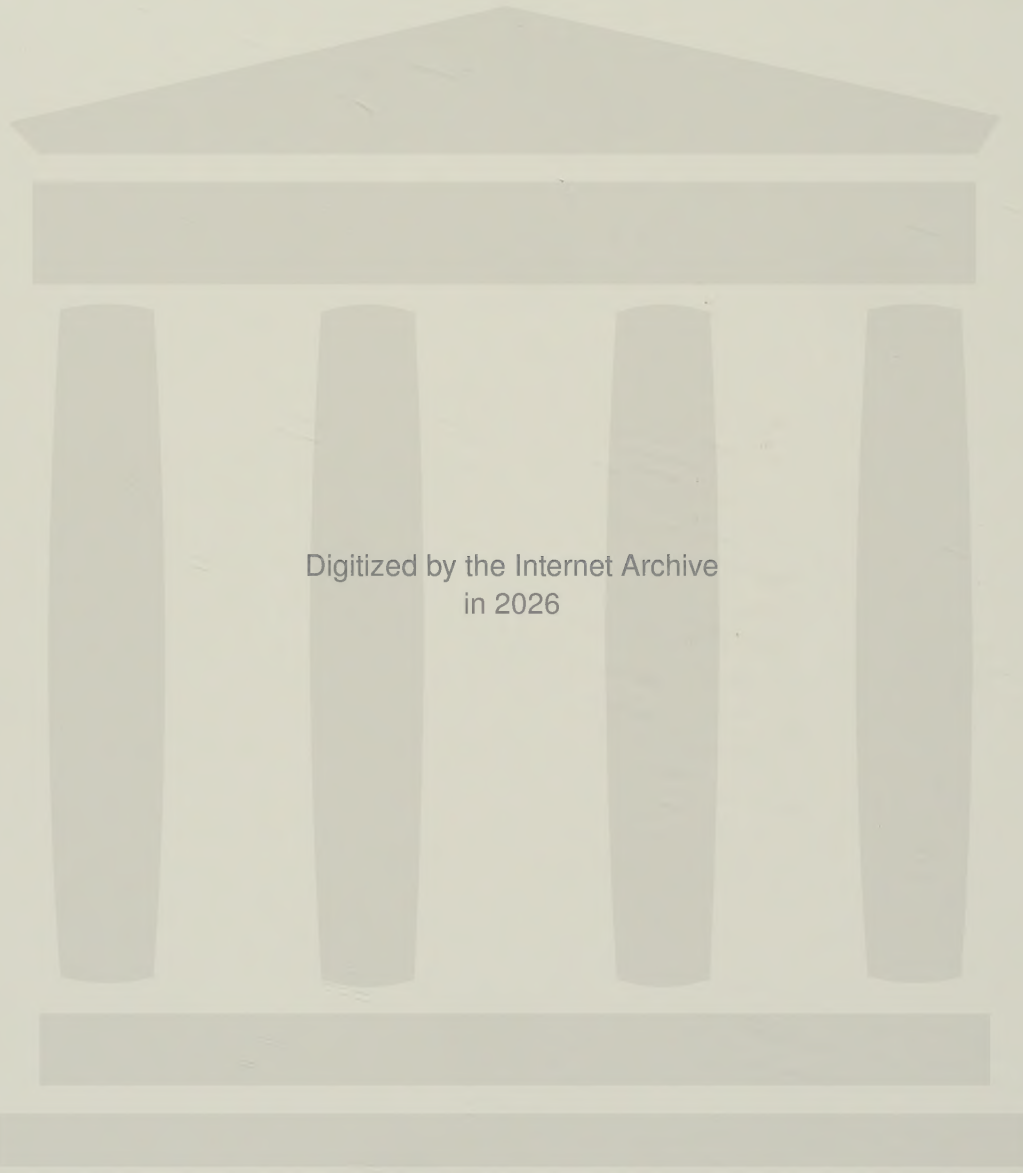
BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 23
February 2008

Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
2570 Dole St. Honolulu, HI 96822-2396
Received | May 2008



独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

水産総合研究センター研究報告

第23号

平成20年2月

目 次

(技術報告)

ボトムトラッキングを用いた簡素な LADCP データ処理方法

齊藤 勉 1

(博士号論文)

東シナ海大陸棚上への黒潮水の進入に関する数値研究 (英文)

李 浚銖 11

ハタ類3種 (ヤイトハタ *Epinephelus malabaricus*, キジハタ *Epinephelus akaara*,
スジアラ *Plectropomus leopardus*) の初期減耗要因の解明に関する研究

與世田 兼三 91

(和文要旨) 145

ボトムトラッキングを用いた簡素な LADCP データ処理方法

齊藤 勉*

Simple LADCP data processing method with bottom tracking

Tsutomu SAITO*

Abstract : In LADCP (Lowered Acoustic Doppler Current Profiler) observations an unique data processing of following procedures is examined. First, every relative velocity profile obtained with a fixed time interval in a down cast is transformed into an absolute velocity profile by adding the horizontal ADCP drift velocity at each time. Next, they are averaged for every depth and consequently a full absolute velocity profile is obtained. Here, the horizontal ADCP drift velocity at each time is estimated from the mean difference between the relative velocity profile at the time and the absolute velocity profiles at the adjoining times. For a starting point of the chain of process, absolute velocity profiles obtained by ADCP bottom tracking near a sea bottom are used. For accuracy evaluation, rms differences between the LADCP data and vessel-mounted ADCP data obtained in five observations are calculated. As a result, the rms differences classified by depth layer (36-500 m) and by observation are about 15 cm/sec in common.

Key word : LADCP, data processing, accuracy evaluation

LADCP (吊下型音響流向流速計; Lowered Acoustic Doppler Current Profiler) 観測は, ADCP を CTD (Conductivity Temperature Depth recorder) のフレームに取り付けて行われ, CTD 観測中に ADCP により得られる大量の相対流速プロファイル (ADCP に対する各層の相対流速: 一般的に約 1 秒間隔で取得) から, 各測点における海面から CTD 観測深度までの絶対流速プロファイルを得る技術である。この観測技術は, WOCE (World Ocean Circulation Experiment) を背景として, 船底 ADCP の測流可能範囲からはずれる深層を対象とした流速プロファイリング技術として開発され発展してきた (Firing, 1998)。絶対流速プロファイルを得るためのデータ処理方法については, Fischer and Visbeck (1993) および Visbeck (2002) において確立され, 近年の海洋観測において広く用いられるようになった。

しかし, その観測を実施するには, 観測者の専門的な知識および技術が必要であり, 未だに一般的な観測手法になったとは言えない。例えば, 黒潮流域の各都県水産業関係試験研究機関による地先海域での漁業調査船による定線調査では, 現在に至るまで LADCP 観測は行われていない。

これらの定線調査で LADCP 観測が一般的に行われるようになるには, より簡便にデータを取得することが可能な観測システムの構築が必要である。その対象海域の多くは水深が 1000 m 以下で, 海流の計測に利用できる音波の散乱体として, プラクトンなどの浮遊物質の他に, 水温躍層の水温の乱れが多く存在する ADCP 測流にとって良好な測定環境である。また, 最新の ADCP がもつ優れたボトムトラッキング機能 (音波により ADCP の海底からの距離および海底に対する ADCP の移動速度を計測する機能) を使用できる。これらの測定環境条件に特化した場合, より簡素

な方法によっても十分な精度をもった流速プロフィールが得られると考えられる。

本研究では、水深が1000 m 以下の黒潮前線周辺域を対象とした観測システム構築を可能とする簡素な独自のデータ処理手法を検討した。その際、1) 機器構成が簡素であること、2) 同じ処理条件で対象海域における安定したデータ取得が可能であること、3) 取得されたデータが常に一定の精度をもつこと、の三つを必要条件と考えた。その結果、ADCP 降下中に等時間間隔で得られた個々の相対流速プロフィールを、各時刻の ADCP 水平移動速度を加算することにより絶対流速プロフィールに変換し、最後にこれらを単位深度毎に平均して、海面から海底までの一つの絶対流速プロフィールを得るという方法を試すことにした。各時刻の ADCP 水平移動速度は、その時刻の相対流速プロフィールと隣接する時刻の絶対流速プロフィールとの差の平均から順次推定した。この連鎖的処理の起点には ADCP が海底近くにある時刻に ADCP のボトムトラッキング機能により得られた絶対流速プロフィールを使用した (Fig. 1)。

この独自のデータ処理方法を用いた LADCP 観測を、水深が1000 m 以下の九州南方の黒潮前線周辺域に配置した測点 (Fig. 2) において、水産総合研究セ

ンター所属の調査船、蒼鷹丸 (892トン) により計5回実施した (Table 1)。これら5回の観測で得られたデータを用いて、その精度について船底 ADCP データとの比較により評価した結果、十分な信頼性が検証されたので、新しい LADCP データ処理方法として、その独自の方法についての詳細を報告する。

観測方法

今回の LADCP 観測においては機器構成を簡素なものとした (Fig. 3)。ADCP については RDI Workhorse ADCP (周波数 300 kHz, ビーム角 20°) を、CTD については蒼鷹丸に装備されている SBE 911 plus 24 Hz CTD を使用した。ADCP は、バッテリーケースと共に CTD フレームにトランスデューサー (音波の送受波器) を下向きにして取り付け使用した。ADCP の CTD フレームへの取付金具には、内蔵磁気コンパスへの磁場の影響を微小にするために sus316 ステンレス鋼を使用した。CTD を降ろす速度は 1 m/sec とし、降ろす最大深度は海底上 50~100 m までとした。

データ処理は、以下の【1】～【4】の手順で行った。

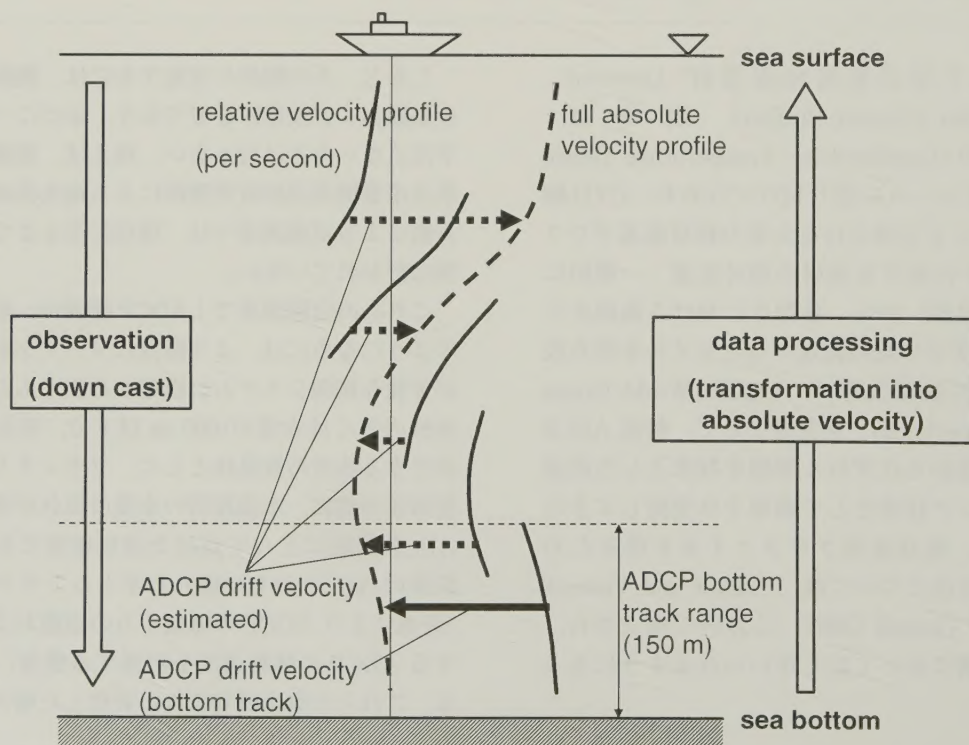


Fig. 1. Schematic diagram of data processing.

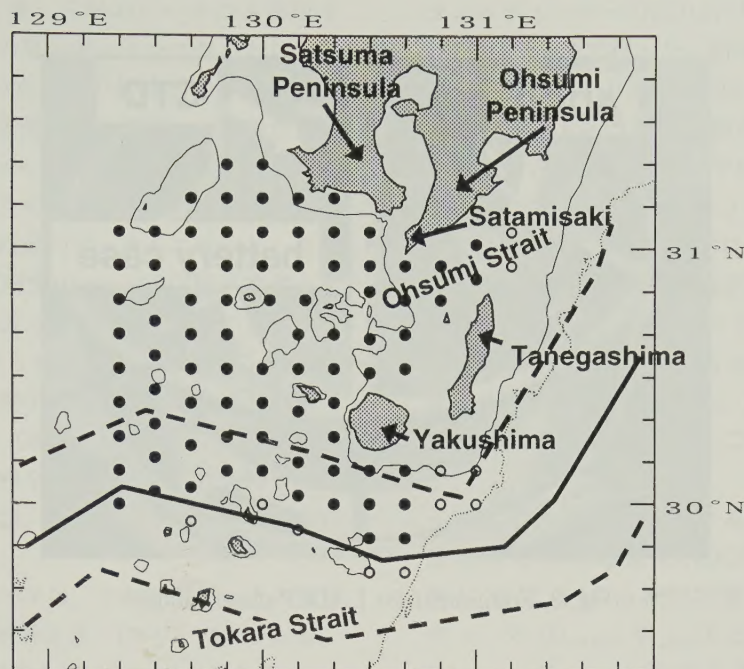


Fig. 2. Bottom topography south of Kyushu, and stations of LADCP observations. Black dots are 82 stations carried out in all observations. White dots are 11 stations carried out only in observations A-C. The depth contours of 200 m are shown with thin solid lines, while those of 1000 m are shown with thin dotted lines. Additionally, the mean (a thick solid line) and the standard deviation range (between two thick dashed lines) of the position of the Kuroshio axis (Yamashiro and Kawabe, 2002) are shown.

Table 1. Periods of LADCP observations by the RV Soyo-maru

Observation	Period of CTD/LADCP observation
A	June 15-20, 2000
B	June 17-22, 2001
C	March 9-13, 2002
D	June 21-25, 2002
E	March 8-12, 2003

【1】 ADCP データの加工

データ処理で使用する ADCP データの項目は、

①データ取得時刻、② ADCP 姿勢データ (Pitch, Roll)、③ボトムトラッキングデータ (ADCP 水平移動速度、ADCP から海底までの距離)、④各層相対流速 (u , v , w) である。④は、10 m 間隔20層 (第1層は ADCP トランスデューサーから 2 m) のデータからなる。①~④を0.76秒間隔で取得した (1 ピング毎)。実際の観測において、ADCP の測流範囲は120 m 程度、ボトムトラッキング可能範囲は150 m 程度

であった。これらの範囲からはずれる③と④はエラーとなる。

また、ADCP は内蔵 2 軸傾斜計の Pitch, Roll データにより座標系を補正している (RDI, 1997)。傾斜計の測定限界が 27° であるため、それ以上 ADCP が傾いていたときの③と④をエラーとした。

さらに、ADCP は内蔵の磁気コンパスを方位の決定に使用しているため、③と④に対して、地磁気偏角 (真北と磁北のなす角度) の補正を施した。地磁気偏角については、国土地理院が地磁気測量で得られた全

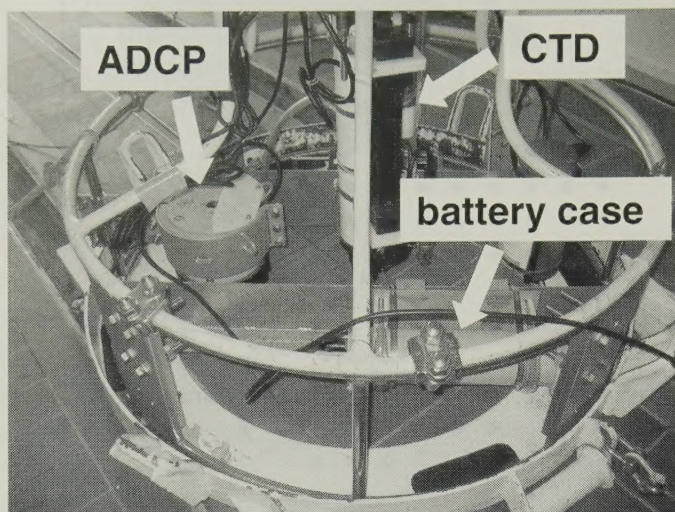


Fig. 3. Equipment for LADCP observation.

国各地の偏角値を2000年1月1日0時（世界時）の値に統一し、それらの値を用いて全国の偏角分布を緯度と経度の2次式で近似した式を公表している。この近似式を使用して各測点の緯度・経度から地磁気偏角を計算した。

上記の処理を施した0.76秒間隔の ADCP データを、内挿により1秒間隔のデータに変換した。

[2] ADCP データと CTD データの統合

1秒間隔の ADCP データを、同時に1秒間隔で取得した CTD データ（使用するデータ項目は、データ取得時刻と圧力）と、データ取得時刻により統合した。その際、各時刻の ADCP の深度および各観測層の深度をそれぞれ、以下の圧力の1次式で近似した式(1)、(2)から算出した。

$$\text{ADCP 深度(m)} = \text{圧力(db)} \times 0.992 \quad (1)$$

$$\text{第 } n \text{ 層深度(m)} = 2 + n \times 10 + \text{圧力(db)} \times 0.992 \quad (2)$$

ここで、係数の0.992は、日本南岸黒潮域の1000 m 以浅での利用を前提として、この海域の1000 m 深における深度と圧力の経験的關係である [1000 m - 1008 db] から決めた。

調査船の磁場の内蔵磁気コンパスへの影響を考慮し、海面から10 m 以内に ADCP があるときの③と④をエラーとした。さらに、海底からの反射波の測定への影響を考慮し、海底から10 m 以内となる層についての③もエラーとした。

この時点での処理データは、1秒間隔で、その項目は、⑤ ADCP 深度、⑥ボトムトラッキングデータ（ADCP 水平移動速度、ADCP から海底までの距離）、⑦各層深度および相対流速 (u , v , w) である。⑦に

ついては④と同じく、10 m 間隔20層のデータからなる。

[3] 絶対流速の算出

以下に示す i) ~ ii) の手順で、⑦の相対流速プロファイルを経流速プロファイルに変換した。

i) 観測（CTD 下降時）の終盤の ADCP が海底から150 m 未満の距離にあったときの各時刻について、ボトムトラッキングにより得られた ADCP 水平移動速度 (u_a , v_a) をその時刻の各層相対流速 (u , v) に加算することにより各層絶対流速 (U , V) を得る。

ii) ADCP が海底から150 m 以上の距離にあったときの各時刻について、下層（時間的にはその時刻より後）で得られた既に絶対流速化された10個（10秒間）のプロファイルを経流速1 m 毎に平均することにより求めた絶対流速プロファイルと、その時刻の相対流速プロファイルとの差の平均からその時刻の ADCP 水平移動速度 (u_a , v_a) を推定した。それを、その時刻の各層相対流速 (u , v) に加算することにより各層絶対流速 (U , V) を得る。つまり、1秒ずつ時間をさかのぼりながら（海底から海面方向に）、各時刻の相対流速プロファイルを経流速プロファイルに変換することになる。

ここで、各時刻の20層の全データの中から質の悪いデータを可能な限り除去することが重要である。各層の絶対流速データを精査した結果、第1層～5層においては常時安定して良質のデータが取得できるが、他の層においてはデータにスパイクが多く見ら

れた。そのため、第1層～5層のデータのみ使用することとし、それ以外の層のデータをエラーとした。また、CTD フレームの水中での鉛直的な移動（約1 m/sec）の際に生じる後流による測流への影響がない（ADCP のトランスデューサーは下向き）CTD 下降時のデータのみ使用するために、第1層の相対流速成分 w が30 cm/sec 未満の時刻のデータもエラーとした。このとき、観測層の間隔を10 m、CTD 降下速度を1 m/sec とすると、海面近くと最下層を除き、深度1 m 毎に5データ程度が得られることになる。Fig. 4 (a) は、2002年3月11日に種子島南方の黒潮北縁部の測点（30° N, 131° E, 水深 1080 m）で得られたデータについて、ここまでの処理を施して得られた各時刻の絶対流速ファイル（1017個）をすべてプロットしたものである。

この時点での処理データは、1秒間隔で、その項目は、⑧各層深度および絶対流速（ U , V ）のみである。

⑧については、10 m 間隔5層のデータからなる。

[4] 流速プロファイルの完成

海面から海底までの一つの絶対流速プロファイルを得るために、1秒間隔のすべての絶対流速プロファイル⑧を深度1 m 毎に平均する。さらに、⑧の観測層の間隔が10 m であることに起因するノイズを平滑化するために、鉛直方向に10 m（11データ）移動平均をとり、最終的な1 m 間隔の絶対流速プロファイルを得る（Fig. 4 (b)）。この絶対流速プロファイルは深度1 m 間隔のデータであるが、このデータを使用して解像できる現象の鉛直空間スケールは10 m 程度ということになる。

船底 ADCP データとの比較による精度評価

今回の LADCP 観測結果の妥当性を、船底 ADCP データとの比較により検証した。5回の調査で得られた LADCP データ（36 m 深流速分布）を Fig. 5 (a)～(e) に、蒼鷹丸の RDI 社製の75 kHz 船底 ADCP による測流結果と一緒に示し、二つのデータを相互に比較した。今回の船底 ADCP 観測は、16 m 間隔5層の設定（第1層は36 m）で行われたが、当海域における測流可能範囲は500～600 m 程度であった。船底 ADCP データは、1分間隔で取得した相対流速（20 ピング平均）に10分移動平均を施し、これに5秒間隔で取得した DGPS (Differential Global Positioning System) の位置データから推定した船速（10分間隔の2データから算出した5秒間隔の船速に1分移動平均を施したもの）を加算して絶対流速とし、内挿により0.5海里間隔のデータを作成した。船底 ADCP ト

ランスデューサーの取り付け角の誤差補正は、Joyce (1989) の方法で行った。船底 ADCP の精度は、船速推定誤差により10 cm/sec 以下程度である（金子・伊藤, 1994）。Fig. 5 には、船速が5ノット以上の時のデータのみを表示した。今回の LADCP データは海底近くで得られるボトムトラッキングデータを起点として海面方向に順次流速プロファイルを積分した結果であり、海面近くほど誤差が大きくなる。一方、船底 ADCP データは、トランスデューサーから近い層ほど精度が高い。そこで、36 m 深（船底 ADCP の第1層）の流速分布で比較した。Fig. 5 における比較の結果は、5回の観測にいずれについても概ね一致していた。

統計的に両者を比較するために、5回の観測の全測点における船底 ADCP の観測層（36～500 m 深における16 m 間隔30層）について、LADCP データ（ U_{L-ADCP} , V_{L-ADCP} ）と船底 ADCP データ（ $U_{VM-ADCP}$, $V_{VM-ADCP}$ ）のデータ対を作成した。船底 ADCP データについては、停船観測中のデータは使用できないので、各測点位置から2海里以内で5ノット以上の船速で航行中のデータの平均値を使用した。36 m 深のすべてのデータ対を使用して U 成分、 V 成分それぞれについて相関係数を求めると、それぞれ0.92, 0.86であった。

Table 2 には、36 m 深から500 m 深までの計10層について、5回の観測の全測点の LADCP データと船底 ADCP データの差の平均値と rms 値を示した。rms 値は、180 m と260 m の U 成分を除くと、各深度間に大きな違いが見られず、いずれも15 cm/sec 程度であった。180 m と260 m の U 成分の大きな rms 値については、大陸棚斜面上の測点における船底 ADCP データの異常値に起因していた。

また、各深度における水平流速場の空間変動特性を把握するために、Table 2 には各深度について LADCP データの平均値と標準偏差も示した。標準偏差は、36～340 m 深の8層においては、前述した LADCP データと船底 ADCP データの差の rms 値より大きく、仮にこの rms 値がすべて LADCP データの誤差であったとしても、これらの深度における水平流速場の空間変動についての記述は十分可能であると言える。420 m 深および500 m 深の2層においては、標準偏差と rms 値が同程度であるが、この rms 値については LADCP データの誤差そのものと言うわけではなく、船底 ADCP データの誤差（前述したとおり10 cm/sec 以下程度）も反映されたものである。さらに、前述したとおり、今回の LADCP データは海底近くで得られるボトムトラッキングデータを起点として

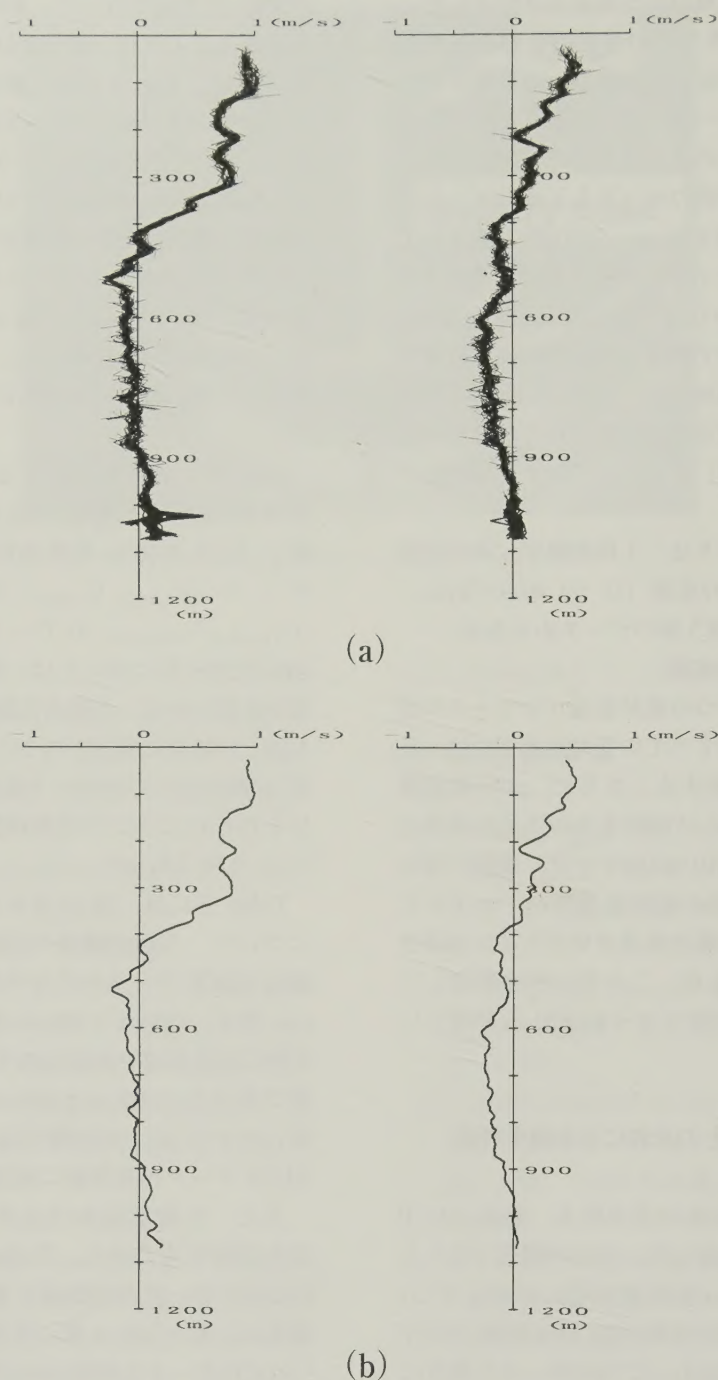


Fig. 4. 1017 velocity profiles (each is composed of 5 depth layers with 10 m interval) sampled per second after transformation into absolute velocity (a), and full velocity profile obtained by averaging them every 1 m and smoothing them by 10 m (11 data) running mean (b). Eastward and northward component are shown on the left and the right respectively. Data obtained at the station in the Kuroshio northern edge (30° N, 131° E, depth 1080 m) on 11 March 2002 are used.

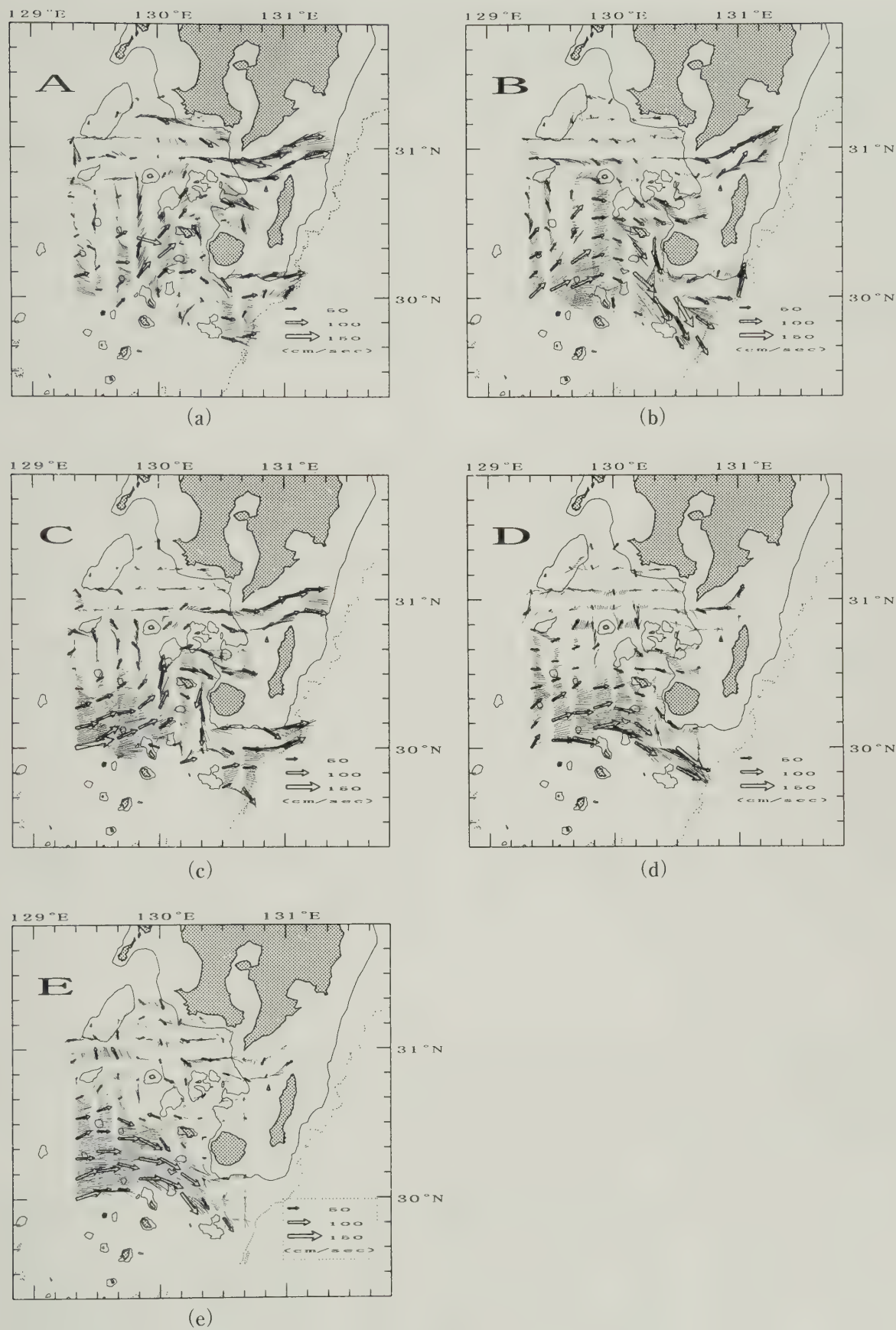


Fig. 5. Comparison between LADCP data (arrow) and vessel-mounted ADCP data (line) for 36 m velocity fields in five observations A-E by the RV Soyo-maru. Result in observations A-E is shown in (a)-(e) respectively. The depth contours are the same as Fig. 2.

海面方向に順次流速プロファイルを積分した結果であり海底近くほど精度がよい。よって、これらの深度における水平流速場の空間変動についての記述の可否については、この結果のみからは判断できない。

各観測間における観測精度のばらつきの有無についても調べた。Table 3 には、5 回の各観測について、全測点の36 m 深から100 m 深までの計5 層の LADCP データと船底 ADCP データの差の平均値と rms 値を示した。rms 値は、各観測間に大きな違いが見られず、いずれも15 cm/sec 程度であり、各観測時の海況や密度成層の違いに関係なく、常に一定の精度が得られていたと言える。

まとめ

今回の九州南方における LADCP 観測のデータ処理においては、ADCP 降下中に等時間間隔で得られた個々の相対流速プロファイルを、各時刻の ADCP 水平移動速度を加算することにより絶対流速プロファイルに変換し、最後にこれらを単位深度毎に平均して、海面から海底までの一つの絶対流速プロファイルを得るという独自の方法を採用した。各時刻の ADCP 水平移動速度は、その時刻の相対流速プロファイルと隣接する時刻の絶対流速プロファイルとの差の平均から

Table 2. Comparison classified by depth between LADCP data and vessel-mounted ADCP data in five observations (A, B, C, D, E). For each of ten depth layers (36–500 m), mean and standard deviation of LADCP data (U_{L-ADCP}, V_{L-ADCP}), and mean difference and rms difference between the LADCP data and vessel-mounted ADCP data ($U_{VM-ADCP}, V_{VM-ADCP}$) are shown.

Depth (m)	No. of data	U_{L-ADCP}		V_{L-ADCP}		$U_{L-ADCP} - U_{VM-ADCP}$		$V_{L-ADCP} - V_{VM-ADCP}$	
		(cm/sec)		(cm/sec)		(cm/sec)		(cm/sec)	
		mean	std	mean	std	mean	rms	mean	rms
36	438	31.4	37.3	2.0	33.1	0.4	14.9	1.8	17.2
52	443	29.2	36.5	2.5	30.8	0.0	14.4	1.7	15.7
68	446	27.2	35.4	2.4	29.9	-0.4	14.2	1.6	14.5
84	441	25.2	34.7	1.9	30.2	-1.2	16.8	2.1	16.1
100	425	22.5	34.5	1.9	29.8	0.4	15.9	2.3	14.8
180	386	17.4	30.9	2.3	27.6	-1.4	23.3	1.9	14.0
260	327	15.0	26.7	2.8	23.1	-2.1	25.3	1.2	16.3
340	253	12.5	23.3	1.7	19.0	0.7	13.8	2.3	14.5
420	226	8.0	16.2	1.3	15.3	0.4	12.4	1.7	15.9
500	181	3.3	14.0	0.7	13.5	-0.2	13.3	2.5	17.4

Table 3. Comparison classified by observation between LADCP data and vessel-mounted ADCP data in five depth layers (36–100 m). For each of five observations (A, B, C, D, E), mean and standard deviation of LADCP data (U_{L-ADCP}, V_{L-ADCP}), and mean difference and rms difference between the LADCP data and vessel-mounted ADCP data ($U_{VM-ADCP}, V_{VM-ADCP}$) are shown.

Observation	No. of data	U_{L-ADCP}		V_{L-ADCP}		$U_{L-ADCP} - U_{VM-ADCP}$		$V_{L-ADCP} - V_{VM-ADCP}$	
		(cm/sec)		(cm/sec)		(cm/sec)		(cm/sec)	
		mean	std	mean	std	mean	rms	mean	rms
A	455	23.5	30.8	7.0	25.0	-1.0	14.3	3.6	18.5
B	458	29.1	32.1	-1.9	41.6	-1.3	18.0	0.3	16.8
C	459	30.3	38.1	9.1	31.4	-3.2	14.9	2.3	12.8
D	405	28.3	40.9	1.2	24.2	4.0	13.5	3.2	14.2
E	416	24.3	36.4	-5.6	24.2	1.4	15.0	0.0	15.4

順次推定した。この連鎖的処理の起点には ADCP が海底近くにある時刻に ADCP のボトムトラッキング機能により得られた絶対流速プロファイルを使用した。

この方法で得られたデータの精度評価のため、5 回の調査航海で得られたデータについて、船底 ADCP データとの差の rms 値を算出した結果、500 m までの各深度間および各調査航海間に大きな違いは見られず、いずれも 15 cm/sec 程度であった。九州南方の水平流速場の空間変動特性を把握するために各深度について算出した流速の標準偏差は、36~340 m 深の 8 層においては、この rms 値より大きく、これらの深度における水平流速場の空間変動についての記述は十分可能であると言えた。

今回の LADCP 観測データの精度評価は、船底 ADCP データとの比較により行われ、その絶対誤差を評価したものではない。しかし、黒潮前線域の様々な海況において取得された多くのデータを使用しての評価結果から、常に一定の精度で流速鉛直プロファイルが得られていたことが示された。今回用いた LADCP データ処理方法は、今後、黒潮流域の各都県水産関係試験研究機関による地先海域での漁業調査船を用いた定線調査で使えるような簡便な LADCP 観測システム開発の際に有効に役立つと考える。

謝 辞

本技術報告を作成する際に、助言を頂いた九州大学応用力学研究所の今脇資郎教授、市川 香准教授、馬谷紳一郎博士、中央水産研究所の入江隆彦博士、宮地

邦明博士に心からお礼申し上げます。5 回の九州南方の黒潮前線周辺域における観測で多大なご協力を頂いた歴代の蒼鷹丸船長はじめ乗組員の皆様にも心から感謝申し上げます。本研究は農林水産技術会議フロンティア研究「海洋生物資源の変動要因の解明と高精度変動予測技術の開発」の一部として行われた。

文 献

- Firing E., 1998 : Lowered ADCP development and use in WOCE. *International WOCE Newsletter*, **30**, 10-14.
- Fischer J. and Visbeck M., 1993 : Deep velocity profiling with self-contained ADCPs. *J. Atmos. Oceanic Technol.*, **10**, 764-773.
- Joyce T.M., 1989 : On in situ "calibration" of shipboard ADCPs. *J. Atmos. Oceanic Technol.*, **6**, 169-172.
- 金子 新, 伊藤集通, 1994 : ADCP の普及と海洋学の発展. *海の研究*, **3**, 359-372.
- RDI, 1997 : ADCP coordinate transformation - formulas and calculations, RD Instruments, 26pp.
- Visbeck M., 2002 : Deep velocity profiling using lowered acoustic Doppler current profilers: bottom track and inverse solutions. *J. Atmos. Oceanic Technol.*, **19**, 794-807.
- Yamashiro T. and Kawabe M., 2002 : Variations of the Kuroshio axis south of Kyushu in relation to the large meander of the Kuroshio. *J. Oceanogr.*, **58**, 487-503.

A numerical study on the intrusion of Kuroshio water onto the continental shelf of the East China Sea^{*1}

Joon-Soo Lee^{*2}

Abstract: The Kuroshio, which flows into the East China Sea (ECS) through the east of Taiwan, runs along the continental shelf break, and significantly affects the characteristics of the ECS water in terms of the exchange of heat, salt and nutrients.

The main objectives of this study are to evaluate the contribution of the Kuroshio onto the ECS shelf, and to reveal the possible mechanism of the Kuroshio intrusion. In order to investigate the seasonal pattern of the intrusion from the Kuroshio and the behavior of the intruded Kuroshio water, numerical simulation and passive tracer experiment were executed using RIAM Ocean Model (RIAMOM), which is a 3-dimensional, primitive equation model with a free surface. For the realistic simulation of the ECS circulation, tide effect was considered by parameterization of the M_2 tide, enhancing the background turbulence as vertical eddy diffusivity and viscosity, and increasing the bottom friction where the tidal current is strong.

Preliminary experiment, which released tracers in the Taiwan Strait and east of Taiwan, showed the tracer from the Taiwan Strait was mainly confined at the surface layer shallower than 80 m in summer and water mass originated from the Kuroshio occupied the lower layer. Based on the vertical profile of the tracer, two vertical sections along the 200 m isobath line were determined for the release of tracers: 0~80 m and 80~200 m.

Passive tracer experiment confirmed the region of the main intrusion from the Kuroshio as indicated by previous studies: northeast of Taiwan and west of Kyushu. The total intruded volume transport across the 200 m isobath line was evaluated as 2.74 Sv in winter and 2.47 Sv in summer, while the intruded transport below 80 m was estimated to be 1.32 Sv in winter and 1.64 Sv in summer. The tracer experiments revealed that the east of Taiwan (122~123°E) is the main entrance of the Kuroshio intrusion onto the ECS shelf, and the intrusion from the Kuroshio to the central part of the shelf area, shallower than 80 m, takes place mainly through the lower layer northeast of Taiwan in summer as well, with a volume transport of 0.19 Sv.

Comparative studies showed several components affecting the intrusion of the Kuroshio across the 200 m isobath line. The intrusion of Kuroshio water onto the shelf was less compared with a case without consideration of tide-induced bottom friction, especially northeast of Taiwan. The variations of the transport from the Taiwan Strait and the east of Taiwan have considerable effects on the intrusion of the Kuroshio onto the shelf.

Momentum balance analysis along 122.58°E northeast of Taiwan, where the Kuroshio mainly intruded onto the shelf area of the ECS, showed that just north of Taiwan it was highly dominated by a geostrophic balance corresponding to surface elevation. In summer, while the northeastward strong current originated from the Taiwan Strait in geostrophic balance passes north of 28°N, northward current occurs in the balance of the geostrophic com-

2007年12月10日受理 (Received on December 10, 2007)

^{*1} 九州大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規程に沿って一部修正した)

^{*2} 中央水産研究所 〒236-8648 神奈川県横浜市長谷区福浦2-12-4 (National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-4, Fukuura, Kanazawa, Yokohama 236-8648, Japan)

ponents and the vertical friction component near the bottom. The northward current at the bottom layer north of 28°N induces the characteristic intrusion of the Kuroshio water onto the shelf area shallower than 80 m.

The passive tracer experiments and the momentum balance analysis revealed that upper water of the Taiwan Warm Current (TWC) is originated from the Taiwan Strait, while deep water of the TWC is derived from the east of Taiwan by means of the bottom Ekman layer flow.

Residence time in the Yellow Sea was estimated in both cases with and without consideration of tide effect by the tracer experiments which released the tracer at the inflow open boundaries. In the case with consideration of tide, the residence time was 5.3 years and 4.7 years for inclusion and exclusion of the Bohai Sea, respectively. Meanwhile, in the case without consideration of tide, the results showed remarkable decrease of the residence time to be 2.6 years and 1.7 years, respectively. The results emphasize that the consideration of tide effect is indispensable to the numerical simulation in the Yellow and East China Seas.

Keywords: intrusion of Kuroshio water, East China Sea, outflow from the Taiwan Strait, tide parameterization, bottom Ekman layer flow

Contents	
Abstract	Chapter 4. Intrusion pattern of Kuroshio water
Chapter 1. Introduction	4.1 Introduction
Chapter 2. Background	4.2 General features of the current field and comparison with the vertical section in the PN-line
2.1 Kuroshio Intrusion	4.3 Preliminary Experiment (Case. A, B — released from the Taiwan Strait and the east of Taiwan)
2.2 Taiwan Warm Current (TWC)	4.4 Tracer Experiment 1 (Case.1 — released from a 200 m-line: Control case)
2.3 Tsushima Warm Current (TSWC)	4.4.1 Description of passive tracer experiments
2.4 Yellow Sea Warm Current (YSWC) and Cheju Warm Current (CWC)	4.4.2 Behavior of the tracer intruded onto the ECS shelf
2.5 Changjiang Diluted Water (CDW)	4.4.3 Volume transport of the Kuroshio intrusion
2.6 Nutrients from the Kuroshio	4.5 Summary
2.7 Kuroshio Meandering or eddy motions on the ECS shelf break	Chapter 5. Mechanism of the Kuroshio intrusion
2.8 Tide, internal tide, internal wave, and small scale motions	5.1 Introduction
Chapter 3. Model description	5.2 Tracer Experiment 2
3.1 Fundamental equations and approximations	5.2.1 Effect of tide (Case.1, 2)
3.2 Coordinates transformation	5.2.2 Effect of transport from the Taiwan Strait (Case.3, 4, 5, 6)
3.3 Mode-splitting technique and vertically integrated equations	5.2.3 Effect of transport from east of Taiwan (Case.7, 8)
3.4 Numerical schemes	5.3 Momentum balance analysis
3.5 Model test run (Error test for calculation of volume transport using box model)	5.3.1 Description of the experiment
3.6 Model domain and boundary conditions	

5.3.2 Momentum balance analysis

5.4 Residence time in the Yellow Sea (Tracer experiment 3)

5.5 Origin of the Taiwan Warm Current in summer

5.6 Summary

Chapter 1. Introduction

The East China Sea (ECS) is a marginal sea, surrounded by Korea, Japan, China, and Taiwan. The ECS has a vast continental shelf and is bordered by the Okinawa Trough with a maximum depth exceeding 2000 m (Fig. 1.1). The cold, fresh shelf water is distributed on the continental shelf, and the warm, saline Kuroshio water occupies the area around the shelf water.

The most dominant current in ECS, the Kuroshio,

Chapter 6. Conclusion and Discussion

Acknowledgement

References

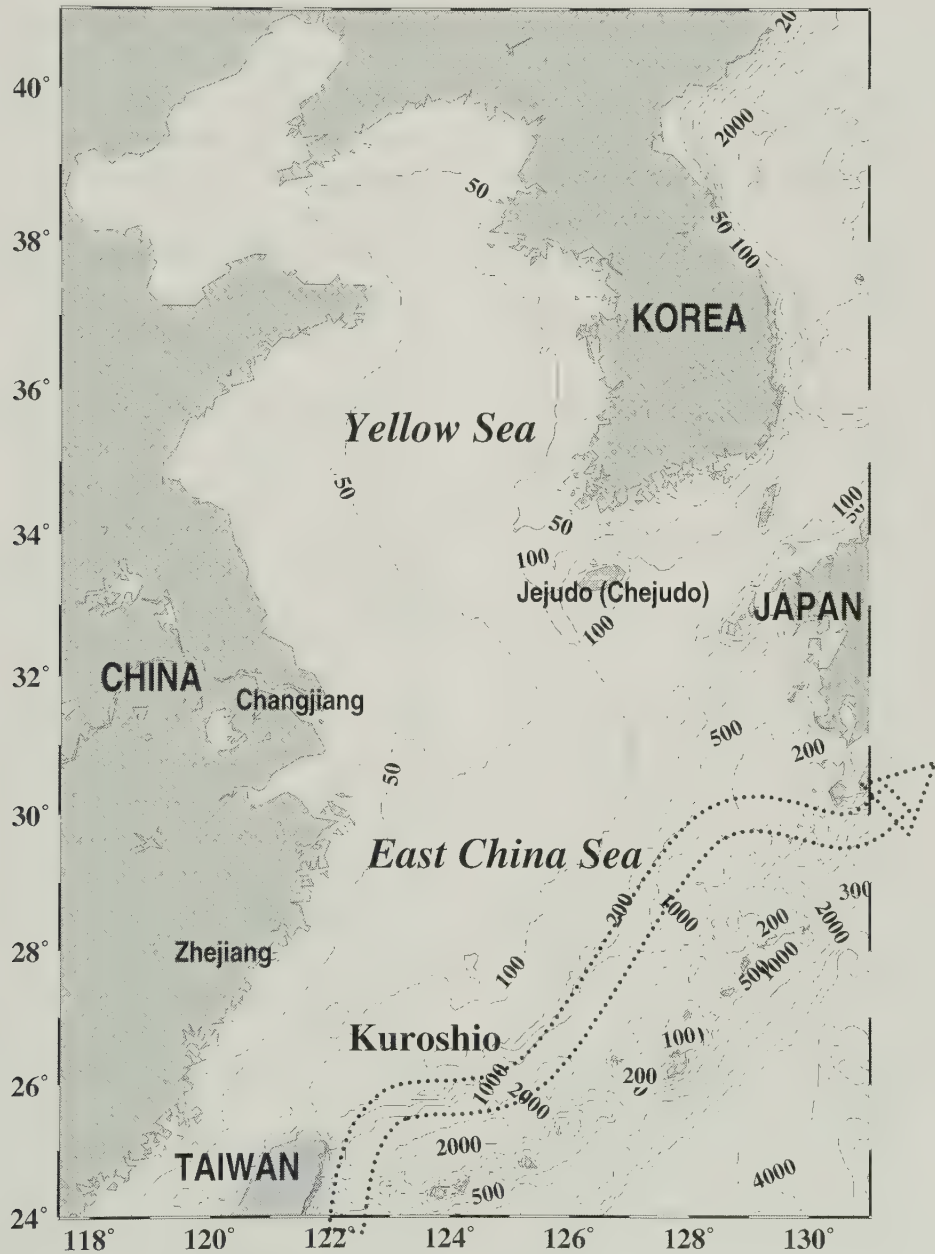


Fig. 1.1 Bathymetry of the Yellow and East China Seas and path of the Kuroshio. (pp.1)

is one of the major western boundary currents in the world ocean, and is defined as a distinct current from just north of the place where the North Equatorial Current is separated into two branches offshore east of the Philippines to the east of Japan where the current veers away from land (Nitani, 1972). The Kuroshio, which runs northward along the east coast of the Luzon and Taiwan, enters the ECS at the northeast of Taiwan, turns eastward by the steep topography along the continental shelf break of ECS, and flows out through the Tokara Strait. In this procedure, which the Kuroshio flows into the ECS and runs along the continental shelf break, the characteristics of the ECS water are greatly affected by the exchange of heat, salt, and nutrients between the Kuroshio water and the shelf water. For several decades, a lot of researchers have paid attentions to these roles of the Kuroshio on the ECS, and discussed actively about several issues such as origin of the Taiwan Warm Current and the Tsushima Warm Current, upwelling and intrusion of the Kuroshio, eddy motion, and generation of internal wave.

As a method to study the interaction between the Kuroshio water and the shelf water, in-situ observations have been widely used for a long time. Recently, satellite observations provide consistent global coverage of the ocean. However, the former has limitations of temporal and spatial resolutions, and the latter is basically confined to the surface. For this reason, numerical methods have come into use in recent years as a powerful and effective method to understand the overall system of the ocean, and several studies using numerical models have improved our understanding of the exchange process in the ECS. Seung (1999) considered the dynamics of the shelfward intrusion of the oceanic upper water using a simple geostrophic adjustment model. He found that the sea level difference moves the front shelfward through a barotropic effect, while the density difference increases the width of the front through a baroclinic effect. Recently, using a triply nested ocean model with a maximum resolution of $1/18^\circ$, Guo *et al.* (2003) explained the seasonal change of the veering latitude of the Kuroshio southwest of Kyushu by the JEBAR (joint effect of baroclinicity and bottom relief) term of the

vorticity equation, which is the interaction between the baroclinicity and bottom topography. With the same model, Guo *et al.* (2006) evaluated the temporal and spatial variations of the Kuroshio onshore flux across the shelf break of the ECS in terms of a depth-averaged volume transport vector. They discussed the effect of the Ekman transport and the change in density field on the Kuroshio onshore flux. Isobe and Beardsley (2006) estimated the onshore cross-frontal transport at the shelf break of the ECS using the FVCOM (Finite Volume Coastal Ocean Model), which has finer resolution and resolves the complex bottom topography. They simulated frontal waves excited near the location where the bottom topography changes abruptly and also evaluated the onshore transport by passive tracer experiments, mainly focusing on the role of frontal waves.

In this study our major concern is shelfward net transport from the Kuroshio. Chen and Wang (1999) have already discussed the importance of the subsurface Kuroshio water as a nutrient source. The net transport along the 200 m isobath line, which was discussed by Guo *et al.* (2006), is significant for the volume transport budget itself. However, the shelfward net transport from the Kuroshio is important as a supply of nutrients for primary production from the viewpoint of the ecosystem.

In order to investigate the shelfward intruded Kuroshio water, numerical model experiments are executed for various cases, and the intrusion process from the Kuroshio onto the continental shelf of the ECS is examined. This study reveals a seasonally varying spatial intrusion pattern of the Kuroshio across the 200 m isobath line of the ECS and calculated the net volume transport of the shelfward Kuroshio water using passive tracer experiments. In addition, the Kuroshio branch current east of Taiwan is considered, which was not included in the numerical experiment of Isobe and Beardsley (2006). Furthermore, the tide effect is also examined. As a final step, mechanisms of the Kuroshio intrusion are discussed.

General descriptions about several major issues on the ECS are given in Chapter 2 as a background. Chapter 3 contains overall explanations about numerical model. A simple box model is also examined in Chapter 3 for error test of volume

transport estimation using passive tracer. Chapter 4 deals with the pattern of the Kuroshio intrusion by the numerical model experiment. The intrusion mechanisms of the Kuroshio onto the ECS shelf are described by means of the analysis of momentum balance and the case studies in Chapter 5. Finally, Chapter 6 summarizes the results of this study and concludes with further discussion for a future study.

Chapter 2. Background

2.1 Kuroshio Intrusion

As the Kuroshio flows northward along the eastern coast of Taiwan, it faces the steep topography northeast of Taiwan. The main axis of the Kuroshio turns to east along the shelf break, but some of it crosses the isobath line mainly at the upper layer. The Kuroshio intrusion northeast of Taiwan has long been reported by a lot of researchers (e.g., Mao *et al.*, 1964; Inoue *et al.*, 1975; Fan *et al.*, 1980; Chern and Wang, 1990; Chern *et al.*, 1990; Lin *et al.*, 1992; Liu *et al.*, 1992a; Liu *et al.*, 1992b; Hsueh *et al.*, 1992; Tang and Yang, 1993; Chuang and Liang, 1994). Especially, Liu *et al.* (1992b) confirmed the topography-induced upwelling of the Kuroshio subsurface water, and showed it to be a year-round upwelling.

Concerning the intrusion mechanism, using an idealized barotropic model, Chern and Wang (1990) explained that the thermal wind effect, associated with the strong upwelling along the shelf break, drives part of the nearshore Kuroshio subsurface water flows into the shelf area at north of Taiwan. In addition, analyzing the moored current meter data, they reported the existence of the Kuroshio intrusion below 60 m with strength about 10 ~ 20 cm/s both in summer and winter season, and proposed the Kuroshio intrusion as a major source of the cool and saline water above the southern ECS shelf.

Qiu and Imasato (1990) showed a schematic view of surface flow pattern in the ECS derived from the long-term GEK observations (1953~1984) and confirmed the Kuroshio intrusion as a branch current northeast of Taiwan. They further argued that the planetary beta effect and the existence of Taiwan Island are two indispensable conditions for

the formation of the Kuroshio branch current, and the branch current is reinforced by topographic Rossby waves induced by the repeated crossing of the Kuroshio over the continental slope, executing several case studies of a barotropic potential vorticity equation model.

Liu *et al.* (1992a) suggested that the winter northeast monsoon induces the increase of potential energy near the shelf break due to the rise of isopycnal, so that the northward Kuroshio intrusion is intensified by releasing potential energy.

Unlike the intrusion mechanism by the Kuroshio itself, Chern and Wang (1992) suggested that the variation of the Kuroshio intrusion is closely correlated with the outflow from the Taiwan Strait. Based on the wind data and the hydrography observations over the Taiwan Strait and northeast of Taiwan on July and August 1988, they argued that the outflow from the strait has a strong influence on the spreading of the upwelled water.

Meanwhile, Chuang and Liang (1994) suggested that cooling rather than direct wind forcing may be the major cause for triggering the observed winter intrusion event, analyzing the observation results that one month after the wind pattern changed from southerly to northeasterly at mid-September 1992, the massive Kuroshio intrusion occurred at mid-October.

However, the past researches of the Kuroshio intrusion northeast of Taiwan were mainly confined to the southern ECS close to Taiwan, so that more studies are necessary about the effects over the whole ECS, the spreading patterns of the intruded water, the seasonal variations of the intrusion, and so on.

2.2 Taiwan Warm Current (TWC)

The TWC was named by Mao *et al.* (1964) because of its high temperature characteristics in winter compared with that of the southward coastal current. It flows to the north all the year round between the 50 m to 100 m isobaths, even during strong northerly winds in winter. (Su *et al.*, 1990; Guan, 1994)

Prior to the explanation about its origin, it needs to understand the current in the Taiwan Strait. Calculating the sea-level difference between Macao

and Takao (southwest of Taiwan), Wrytki (1961) explained that the monsoon is the primary force causing current variation due to the shallowness of the shelf and rather strong consistent winds in this area (from Chuang, 1986), southwestward in winter and northeastward in summer. However, direct current measurement in winter showed the existence of northward current against the northerly wind (Chung, 1985, 1986; Huang *et al.*, 1994; Guan, 1994; Liang *et al.*, 2003). Using long-term moored current meter, Chuang (1985, 1986) suggested that the permanent source exists at the southern end of the Taiwan Strait that drives the steady flow to the north regardless of season, and the northward mean flow is modulated by the seasonal wind field. Huang *et al.* (1994) explained that, in winter, the current is southwestward only in the western coastal region of the Taiwan Strait and in other regions the current is mainly northeastward, except under a strong northeasterly monsoon which makes the current at the upper layer turn southwestward temporarily. Recently, based on the shipboard Acoustic Doppler Current Profiler (sb-ADCP) measurements during 1991 ~ 2000, Liang *et al.* (2003) concluded that the currents in the Taiwan Strait flows primarily in a northward direction, except for the southward current near the coast of Mainland China.

Returning to the origin of the TWC, Mao *et al.* (1964) argued that the TWC is a Kuroshio branch originated from the northeast of Taiwan where the shelf intrusion by Kuroshio takes place by hydrographic studies. Inoue (1975) supported this concept by the bottom drifter observation at the north of Taiwan. However, after the observation of “against the wind” northward current in winter, TWC was recognized as a current from the Taiwan Strait. Beardsley *et al.* (1985) showed a schematic view of the TWC which runs out of the Taiwan Strait and flows northeastward toward the Korea/Tsushima Strait (K/T Strait) inshore of the Kuroshio. Further, Fang *et al.* (1991) argued the Taiwan-Tsushima-Tsugaru Warm Current System driven by the sea level difference.

On the other hand, Su *et al.* (1994) argued that the large scale pressure field impressed on the ECS by Kuroshio and shelf-intrusion of the Kuroshio are two main driving forces for the TWC. They

showed distinct winter and summer patterns of TWC: In winter, a part of intruded Kuroshio mainly forms TWC, however in summer, the water from the Taiwan Strait occupies the upper layer and the Kuroshio subsurface water spreads over the southern ECS along the bottom layer. Recently, Zhu *et al.* (2004) suggested that the TWC in winter is originated from the Taiwan Strait as an episodic feature. On the contrary, Chen and Sheu (2006) reported that most of the TWC in wintertime originates in the Kuroshio, which moves onto the ECS shelf northeast of Taiwan.

After all, clear understanding about the variation of the current from the Taiwan Strait could be the key to elucidate the origin of TWC. When it comes to the throughflow transport in the Taiwan Strait, Wrytki (1961) suggested it as ~ 1 Sv northward in summer and a little smaller than 1 Sv southward in winter, and Fang *et al.* (1991) estimated the transport as 1 Sv northward in winter and 3.1 Sv northward in summer. Hu *et al.* (2005) suggested 1.74 Sv in winter and 3.32 Sv in summer. In recent years, several researches using shipboard ADCP (sb-ADCP) or bottom-mounted ADCP (bm-ADCP) have provided more reliable results. Wang *et al.* (2003) estimated the volume transport from the empirical formula using the sb-ADCP for 2.5 years and the along-strait wind data. They suggested 0.9 Sv northward in winter and 2.7 Sv in summer. Teague *et al.* (2003) analyzed the currents observed by four bm-ADCPs in the Taiwan Strait from October to December in 1999, and concluded ~ 0.14 Sv in this winter season. Lin *et al.* (2005) showed the detailed variation in winter season using the same data with Teague *et al.* (2003). The transport varied from -5 to 2 Sv with a mean value of 0.12 ± 0.33 Sv. Jan *et al.* (2006) calculated the throughflow transports in January and February 2001 as -0.15 Sv and -0.03 Sv respectively by three bm-ADCPs, and in addition, May 1999, August 1999, March 2000 and June 2000 as 2.02, 2.34, 1.61 and 1.87 Sv respectively by sb-ADCP.

However, long term observations of throughflow transport in the Taiwan Strait were scarce due to rough sea conditions in winter monsoon and intensive fishing activities. So, the volume transport through the Taiwan Strait and the origin of the

TWC are still under debate.

2.3 Tsushima Warm Current (TSWC)

The Tsushima Warm Current flows northward west of Kyushu toward south of Korean Peninsula and enters the Korea/Tsushima Strait (K/T Strait). It has been debated for a long time about the origin of the TSWC whether the TSWC is a branch current separated from the Kuroshio or not, since Uda (1934) showed a simple schematic view of the ECS currents.

Many researchers have suggested that the TSWC was separated from the Kuroshio west of Kyushu and flows to the K/T Strait. (Nitani, 1972; Huh, 1982; Lie and Cho, 1994; Hsueh *et al.*, 1996; Lie *et al.*, 1998)

On the other hand, Beardsley *et al.* (1985) showed a schematic view of the ECS circulation, which regarded the TSWC as an extension of the TWC. Fang *et al.* (1991) also explained that the TWC was continued to the TSWC.

In recent years, solving the vertically integrated vorticity equation diagnostically, Isobe (1999a) explained that the Taiwan-Tsushima Warm Current System exists in almost seasons, however the system breaks down in autumn due to the positive vorticity inducing the cross-isobath transport: the Ekman term east of Taiwan and the JEBAR term west of Kyushu. He estimated about 66 % of volume transport of the TSWC is originated from the Kuroshio in autumn crossing the shelf edge of the ECS. In a different manner using a JODC temperature dataset from 1961 to 1990, Isobe (1999b) showed the monthly map of the horizontal heat transport describing the existence of the Taiwan-Tsushima Warm Current System at least from April to August.

2.4 Yellow Sea Warm Current (YSWC) and Cheju Warm Current (CWC)

In relation with the TSWC, it has been known that a part of it, named the Yellow Sea Warm Current (YSWC), flows into the Yellow Sea through west of Jejudo (Chejudo), and transports warm and saline water to the Yellow Sea (Uda, 1934; Nitani, 1972; Beardsley *et al.*, 1985). However, analyzing hydrography data, satellite-tracked drifter trajectories and satellite infrared images, Lie *et al.*

(2001) revealed that the YSWC is not a persistent mean flow but an intermittent northwestward current induced by strong northerly wind bursts.

Instead, Lie *et al.* (1998) defined the clockwise circulation around Jejudo (Chejudo) as the Cheju Warm Current (CWC). Lie *et al.* (2000) further confirmed that the year-round existence of the CWC west of Jejudo (Chejudo) and in the Jeju Strait (Cheju Strait) with current speeds of 5 to 40 cm/s. Chang *et al.* (2000) estimated the volume transport through the Jeju Strait (Cheju Strait) from the ADCP measurements to be 0.37 Sv in March to 0.66 Sv in August and revealed that it has a low-frequency fluctuation along the strait with a period near 37 days. Pang *et al.* (2003) also estimated the transport through to vary from 0.3 Sv to 0.6 Sv. They suggested that barotropic component of the transport is 0.2 Sv corresponding to 5 cm/s and baroclinic component ranges from 0.1 Sv in winter to 0.4 Sv in summer.

The CWC joins to the TSWC after passing through the Jeju Strait (Cheju Strait), and mainly flows into the western channel of K/T Strait.

2.5 Changjiang Diluted Water (CDW)

The Changjiang River is one of the largest rivers in the world with a mainstream length of 6,300 km and is the main source of fresh water input into the ECS. Its volume transport amounts to 0.03 Sv on average with maximum about 0.06 Sv in summer and 0.01 Sv in winter. Changjiang diluted water (CDW), formed by the mixing of the Changjiang river runoff with the ECS water, contains various terrigenous materials and has significant effects on the marine ecosystem of the ECS. In recent years, active researches have been done with regard to the Changjiang river, because the ECS is now faced with various environmental problems caused by the increase of human activities and construction of the Three Gorges Dam (For example, harmful algal blooms).

The CDW is generally confined to the Chinese coast in winter, when northerly wind is prevail. In summer, it flows northeastward toward Jeju (Cheju) Island in the form of patches of low-salinity water with thickness about 10 to 15 m (Lie *et al.*, 2003). Recent studies suggested that the movement of the

CDW depends largely on the wind system (Chang and Isobe, 2003; Chang and Isobe, 2005). In addition, Matsuno *et al.* (2006) suggested that the vertical transport from the bottom layer is an important mechanism for the dispersion process of the CDW

2.6 Nutrients from the Kuroshio

It has been known for many years that the Kuroshio contributes nutrients to the ECS (Liu *et al.*, 1992b; Ito *et al.*, 1994; Chen *et al.*, 1995; Gong *et al.*, 1995; Chen *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2000; Chen, 2005). Since the Kuroshio originates from the subtropical and tropical regions with low near-surface nutrient contents, if only near-surface Kuroshio water moved onto the shelf, the water would not contribute much to the high productivity of the ECS (Chen *et al.*, 1999). However, as already reported, the nutrient-rich Kuroshio subsurface water upwells onto the shelf, and roles the major source of nutrients on the ECS continental shelf (Liu *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 1995; Chen and Wang, 1998). The nutrient-rich Kuroshio subsurface water is mainly from the North Pacific Intermediate Water (NPIW) or from the nutrient-rich South China Sea Intermediate Water (SCSIW, Chen, 1996; Chen and Huang, 1996; Chen, 2005).

The reason why the Kuroshio contains the nutrient-rich SCS water is related with the water exchange in the Luzon Strait. The Luzon strait is located between the Taiwan and the Luzon Island, and it connects the SCS with the open Pacific Ocean. When the Kuroshio flows northward along the eastern Philippine coast, it encounters the Luzon strait at the northern tip of the Luzon Island. And, it forms a loop current or a warm eddy entering the SCS, or passes the Strait without intrusion into the SCS, as reviewed by Hu *et al.* (2000). Though the exact behavior of the Kuroshio at the Luzon strait and the northeast of SCS still remains not clear, the path of the Kuroshio at the Luzon Strait seems to be affected by the monsoon winds with maximum intrusion in winter (e.g., Shaw and Chao, 1994). While, in the deeper layer from 350 m to 1350 m, as reported by Chen and Huang (1996), Chen and Wang (1998), and Chen (2005), SCSIW flows out through the Luzon Strait and joins the Kuroshio.

Chen and Wang (1999) emphasized the

importance of the Kuroshio intrusion, concluding that the upwelled sub-surface Kuroshio water supplied about 70 % of phosphorus (P) and about 50 % of nitrogen (N) to the ECS shelf. Liu *et al.* (2000) also estimated the cross-shelf nutrient flux by the observation of the flow field and the chemical hydrography north of Taiwan in winter and in summer. They concluded that the volume transport of the subsurface Kuroshio intrusion is 0.59 Sv in winter and 0.83 Sv in summer, and reported that the nutrients input from the Kuroshio was more than double those from the Taiwan Strait in summer.

2.7 Kuroshio Meandering or eddy motions on the ECS shelf break

At the location where the Kuroshio flows along the continental shelf break, it is known that the frontal eddy plays an important role in the intrusion from the Kuroshio. James *et al.* (1999) summarized wavelengths, periods, and downstream phase speeds of propagating Kuroshio meanders reported in the previous researches. The meanders of the Kuroshio in the ECS typically have horizontal scales of 100 ~ 375 km, periods of 7 ~ 23 days, and downstream phase speeds of 8 ~ 28 km/day (Sugimoto *et al.*, 1988; Qiu *et al.*, 1990; Ichikawa and Beardsley, 1993; James *et al.*, 1999). The detailed three-dimensional structure of the Kuroshio frontal eddy along the shelf edge of the ECS was revealed by Yanagi *et al.* (1998), who showed the nutrient transport across the shelf edge via the frontal eddy motion. On the other hand, Isobe *et al.* (2004) focused on the intrusion of shelf water into the Kuroshio subsurface layer due to the eddy motion.

2.8 Tide, internal tide, internal wave, and small scale motions

Tides in the Yellow and the East China Seas (YECS) have been investigated by a number of researchers using two or three-dimensional numerical models assuming homogeneous density (An, 1977; Choi, 1980; Choi, 1990; Kang *et al.*, 1991; Kang *et al.*, 1998; Guo and Yanagi, 1998). Recently, Lee and Beardsley (1999) investigated the residual circulation using three-dimensional coastal ocean model, and founded stratified tidal rectification intensifies the residual currents at the front and

at the top of the bottom boundary layer over the sloping bottom. Kang *et al.* (2002) also considered the effect of stratification using two-layer tidal model, and revealed that seasonal stratification has noticeable effects on the tides in terms of varying current shear, frictional dissipation, and barotropic energy flux.

The tidal flow in a stratified ocean can produce nonlinear internal waves by the interaction with topography, and the internal waves play an important role in the transfer of energy from tides to ocean mixing. The semi-diurnal tide is strong in the East China Sea and tidal currents of cross-shelf direction is dominant (Larsen *et al.*, 1985), so that the semi-diurnal internal tides can take place in conjunction with inclined topography. Using linear generation model for internal tides, Baines (1982) indicated that the East China Sea is the area with the largest internal tidal energy production. Actually, internal tides have been observed on the continental shelf break of the East China Sea. Kuroda and Mitsudera (1995) showed some evidences of internal tides, using an USV (Underwater Sliding Vehicle) and ADCP, and suggested the generation mechanism of internal tides.

From several researches, it was reported that there are not only internal-tides but also internal waves of higher frequency. Matsuno *et al.* (1997) suggested that high frequency internal waves would be generated around the lower part of the lower thermocline near the shelf break. Han *et al.* (2001) showed that vertical mixing generated by high frequency internal waves produces ageostrophic density current around the lower thermocline, which can intrude the Kuroshio water into the shelf-water or the shelf-water into the Kuroshio water. Recently, Matsuno *et al.* (2005) found large values of the turbulent energy dissipation rate just above the bottom of the shelf and around the thermocline near the shelf break, and suggested the possible propagation of the vertically high wave number internal tides along the characteristic ray. Episodes of high frequency internal waves were also observed in the northern ECS by Lee *et al.* (2006), and the internal waves lasted approximately 3 hours and influenced the whole water column. Meanwhile, by using the SAR images, Liu *et al.* (1998) analyzed the

rank-ordered packets of internal solitons propagating shoreward from the edge of the continental shelf northeast of Taiwan and simulated them by numerical model. Hsu *et al.* (2000) further suggested that the generation mechanisms of complicated internal waves northeast of Taiwan are associated with the tide and the upwelling, which is induced by the intrusion of the Kuroshio across the continental shelf. They also showed the merging of two wave packets due to nonlinear wave-wave interaction, which were generated from the islands near the southwest tip of Korea Peninsula by the collision of the Korea coastal current and the semi-diurnal tides in summer.

Chapter 3. Model description

The RIAMOM (RIAM Ocean Model), which was developed in the Research Institute for Applied Mechanics in Kyushu University, is a 3-dimensional, primitive equation ocean model with a free surface. It employs a spherical coordinate horizontally with a staggered Arakawa B-grid and a z-coordinate vertically. As a previous study using RIAMOM, You and Yoon (2004) simulated the circulation of the Pacific Ocean including the ECS, and supported the existence of the Ryukyu current which is a northeastward current along the Pacific side of the Ryukyu Islands with a subsurface core at 500~600 m. Recent studies using RIAMOM have shown good performance of ocean simulation (e.g., Lee *et al.*, 2003; Hirose *et al.*, 2005).

In this chapter, detailed explanations about the equation sets and the numerical model are given.

3.1 Fundamental equations and approximations

With several assumptions and approximations, the model solves the Navier-Stokes equation for an incompressible Newtonian fluid, together with supplemental equations: the mass conservation equation, advection-diffusion equations for temperature and salinity. The governing equations for flow and tracer in Cartesian coordinates are expressed in vector form as follows.

$$\frac{D\mathbf{u}}{Dt} + 2\boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{u} = -\frac{1}{\rho} \nabla p - \mathbf{g} + \nu \nabla^2 \mathbf{u}$$

Momentum equation (3.1)

$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0$ Mass conservation equation (3.2)

$$\frac{DC}{Dt} = \kappa \nabla^2 C \quad (C \text{ is a tracer such as } \theta \text{ or } S)$$

Advection-Diffusion equation (3.3)

where t is time, $\mathbf{u} = (u, v, w)$ velocity, p pressure, ρ density of fluid, Ω angular velocity of the Earth (or rotating frame), $\mathbf{g}$ acceleration due to gravity of magnitude g , ν the kinematic viscosity, κ the diffusivity, θ potential temperature, and S salinity.

As mentioned above, the equations already assumed the incompressibility of fluid, and the property of Newtonian fluid that the viscous stress is proportional to the velocity shear. In addition, several standard approximations are used to simplify the governing equations.

1. Boussinesq approximation which means density differences are sufficiently small to be neglected, except in the terms where it is multiplied by g , i.e., a buoyancy term. So, density is regarded as a constant except in terms multiplied by g of the vertical momentum equation. Thus, the pressure gradient terms in the horizontal momentum equation are expressed by the perturbation pressure. This approximation also includes the incompressibility of the fluid.
2. Hydrostatic approximation by the scale analysis representing the motion of horizontal scale is large enough compared with the vertical scale. It assumes the vertical pressure gradient to be balanced by the forcing due to buoyancy excess, so that all the vertical acceleration terms except a buoyancy term and a pressure gradient term is omitted in the vertical momentum equation.
3. Similar to the molecular viscosity, eddy viscosity is also regarded to be proportional to the product of turbulent speed and path length. Since horizontal velocity tends to be much larger than vertical velocity, horizontal eddy viscosity and vertical eddy viscosity are separated into A_h and A_v . Besides, A_h has the same value in the x and y momentum equations. This also applies to eddy diffusivity.
4. Salt and heat diffusivities are taken as equal, considering diffusion is mainly accomplished by

turbulence much larger than molecular diffusion.

5. Atmospheric pressure is not considered.

3.2 Coordinates transformation

The fluid motion is considered as the motion on the spherical polar coordinates (λ, ϕ, r) , where λ is longitude, ϕ latitude, and r radial distance. Arbitrary point (x, y, z) is expressed as $(r \cos \lambda \cos \phi, r \sin \lambda \cos \phi, r \sin \phi)$ using λ, ϕ, r in Cartesian coordinates. Now, the scale factor (h_λ, h_ϕ, h_r) is applied to change the dimension between Cartesian and Spherical coordinates when transforming. In addition, another assumption and approximation is applied.

1. The earth is a perfect sphere with radius R (6370 km)
2. Thin shell approximation since the depth of the ocean on the earth is much smaller than the Earth's radius. So, $R+z$ of the curvature term when transforming the coordinates is approximated as R
3. The coordinate z is defined by $z = r - r_0$, which means the distance measured upward from the sea-level geopotential surface (r_0).
4. Some terms involving w in the horizontal momentum equations are neglected except vertical advection term, on the basis of scale analysis.

With these assumptions, the equation sets are expressed in spherical coordinates form, as follows.

The horizontal momentum equations are

$$\begin{aligned} & \frac{\partial u}{\partial t} + L(u) - \left(2\Omega + \frac{u}{R \cos \phi} \right) v \sin \phi \\ &= -\frac{1}{\rho_0 R \cos \phi} \frac{\partial p'}{\partial \lambda} - \frac{g}{R \cos \phi} \frac{\partial \eta}{\partial \lambda} + F_\lambda \end{aligned} \quad (3.4)$$

$$\begin{aligned} & \frac{\partial v}{\partial t} + Lv + \left(2\Omega + \frac{u}{R \cos \phi} \right) u \sin \phi \\ &= -\frac{1}{\rho_0 R} \frac{\partial p'}{\partial \phi} - \frac{g}{R} \frac{\partial \eta}{\partial \phi} + F_\phi \end{aligned} \quad (3.5)$$

$$F_\lambda = A_h \left(\nabla^2 u - \frac{u}{R^2 \cos^2 \phi} - \frac{2 \sin \phi}{R^2 \cos^2 \phi} \frac{\partial v}{\partial \lambda} \right) + A_v \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} \quad (3.6)$$

$$F_\varphi = A_h \left(\nabla^2 v - \frac{v}{R^2 \cos^2 \varphi} + \frac{2 \sin \varphi}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial u}{\partial \lambda} \right) + A_v \frac{\partial^2 v}{\partial z^2} \quad (3.7)$$

The advection () and Laplacian () operators are defined by,

$$L(\mu) = \frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \lambda} (\mu u) + \frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \varphi} (\mu v \cos \varphi) + \frac{\partial}{\partial z} (\mu w) \quad (3.8)$$

$$\nabla^2 \mu = \frac{1}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial^2 \mu}{\partial \lambda^2} + \frac{1}{R^2 \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \varphi} \left(\cos \varphi \frac{\partial \mu}{\partial \varphi} \right) \quad (3.9)$$

The vertical momentum equation is simplified into the hydrostatic equation

$$p(z) = \rho_0 g(z + \eta) + \int_0^z (\rho - \rho_0) dz \quad (3.10)$$

The advection-diffusion equations for potential temperature and salinity are

$$\begin{aligned} \frac{\partial \theta}{\partial t} + L\theta = K_h \left[\frac{1}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial^2 \theta}{\partial \lambda^2} + \frac{1}{R^2 \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \varphi} \left(\cos \varphi \frac{\partial \theta}{\partial \varphi} \right) \right] \\ + K_v \frac{\partial^2 \theta}{\partial z^2} \end{aligned} \quad (3.11)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} + LS = K_h \left[\frac{1}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial^2 S}{\partial \lambda^2} + \frac{1}{R^2 \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \varphi} \left(\cos \varphi \frac{\partial S}{\partial \varphi} \right) \right] \\ + K_v \frac{\partial^2 S}{\partial z^2} \end{aligned} \quad (3.12)$$

Density is calculated by an adaptation of the UNESCO equation of state revised by Mellor (1991).

$$\rho = \rho(\theta, S, p) \quad (3.13)$$

Finally, the mass conservation equation is

$$\frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial u}{\partial \lambda} + \frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial}{\partial \varphi} (v \cos \varphi) + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (3.14)$$

The mass conservation equation is used to diagnose vertical velocity.

3.3 Mode-splitting technique and vertically integrated equations

Since the model considers the variation of surface elevation without rigid-lid approximation, the external gravity wave, which is the fastest wave with $c = \sqrt{gH}$, is generated at the surface. In order to avoid the numerical instabilities,

Courant-Friedrichs-Levy (CFL) condition must be satisfied, and it requires a very short time step and thus large computing time. However, it is generally unnecessary to obtain results with such a high temporal resolution. So, a mode-splitting technique, which separates the external mode for the calculation of external gravity wave from the basic equation sets, is adopted to save the computing time. The external mode equations are obtained from the vertical integration of the momentum equations and the mass conservation equation. The vertically integrated continuity equation is changed to the free-surface equation with conditions of $z = \eta$ at the free surface and $w = 0$ at bottom. The vertically integrated equations in spherical coordinates are given by,

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \overline{Lu} + \overline{Lv} - \left(2\Omega + \frac{\bar{u}}{R \cos \varphi} \right) \bar{v} \sin \varphi \\ = - \overline{\frac{1}{\rho_0 R \cos \varphi} \frac{\partial p}{\partial \lambda}} - \overline{\frac{g}{R \cos \varphi} \frac{\partial \eta}{\partial \lambda}} + \overline{F_\lambda} \end{aligned} \quad (3.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} + \overline{Lv} + \overline{Lv} + \left(2\Omega + \frac{\bar{u}}{R \cos \varphi} \right) \bar{u} \sin \varphi \\ = - \overline{\frac{1}{\rho_0 R} \frac{\partial p}{\partial \varphi}} - \overline{\frac{g}{R} \frac{\partial \eta}{\partial \varphi}} + \overline{F_\varphi} \end{aligned} \quad (3.16)$$

$$\overline{F_\lambda} = \frac{\tau^\lambda}{\rho_0 H} - \frac{\tau_B^\lambda}{\rho_0 H} + A_h \left(\nabla^2 \bar{u} - \frac{\bar{u}}{R^2 \cos^2 \varphi} + \frac{2 \sin \varphi}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial \bar{v}}{\partial \lambda} \right) \quad (3.17)$$

$$\overline{F_\varphi} = \frac{\tau^\varphi}{\rho_0 H} - \frac{\tau_B^\varphi}{\rho_0 H} + A_h \left(\nabla^2 \bar{v} - \frac{\bar{v}}{R^2 \cos^2 \varphi} + \frac{2 \sin \varphi}{R^2 \cos^2 \varphi} \frac{\partial \bar{u}}{\partial \lambda} \right) \quad (3.18)$$

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = - \frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial \bar{u}(H + \eta)}{\partial \lambda} - \frac{1}{R \cos \varphi} \frac{\partial (H + \eta) \bar{v} \cos \varphi}{\partial \varphi} \quad (3.19)$$

3.4 Numerical schemes

In this model, the “slant advection” effect is considered in order to represent the vertical advection effect of the horizontal momentum at the bottom topography as correctly as possible (Ishizaki and Motoi, 1999). As an advection scheme for tracers, the “modified split QUICK (MSQUICK) scheme (Webb *et al.*, 1998)” was adopted. In

addition, the use of "partial step topography" facilitated a more realistic simulation near the bottom. The horizontal eddy viscosity and diffusivity were calculated using the Smagorinsky formula with a coefficient of 0.2. The vertical coefficients of eddy viscosity and diffusivity were calculated by solving the turbulent kinetic energy equation (Noh *et al.*, 2002).

The tide effect was parameterized by enhancing the background turbulence as vertical eddy diffusivity and viscosity and by increasing the bottom friction where the tidal current is strong. As the M2 tide is dominant over the ECS shelf, the amplitude of the M₂ tidal current was used for the parameterization of the tide effect.

The increased vertical eddy diffusivity due to the M₂ tide was calculated using the Munk-Anderson scheme, which depends on the Richardson number (Munk and Anderson, 1948):

$$K_z = K_o / (1 + \sigma Ri)^p \quad (3.20)$$

$$Ri = \frac{N^2}{(\partial U / \partial z)^2} \quad (3.21)$$

where σ and p are coefficients, assigned the value 3.33 and 1.5 respectively, K_o is the maximum diffusivity, $1.0 \times 10^{-3} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$, and is the Richardson number.

The vertical shear of the horizontal velocity in the Richardson number was replaced by James' (1977, 1978) method (see also Lee *et al.*, 2006):

$$\left(\frac{\partial U}{\partial z} \right)^2 = \frac{1}{2} \left(\frac{A}{H - z} \right)^2 \quad (3.22)$$

where N is the Brunt-Väisälä frequency, H is the water depth, and $A = C_d^{1/2} V_t / k$. C_d is the bottom drag coefficient, 0.0025, k is the von Kármán constant, 0.41, and is the amplitude of the M2 tidal current obtained from the NAO.99Jb model (Matsumoto *et al.*, 2000).

The vertical eddy viscosity due to the M₂ tide was calculated by the James' (1978) method, as follows:

$$A_z = A_o / \left(1 + \frac{p \sigma Ri}{p - 1} \right)^{p-1} \quad (3.23)$$

where A_o is the maximum viscosity and it is assumed that $A_o = K_o$, following James (1978).

The Richardson number is given by the same equation as (3.21). The enhanced vertical eddy diffusivity and viscosity due to the M₂ tide were simply superposed on those calculated by the Noh scheme (Noh *et al.*, 2002).

Lee *et al.* (2000) showed the effectiveness of the linear bottom friction given by Hunter's formula (1975) in the ECS. In order to consider the enhanced bottom friction due to the tidal stress, a linear-type bottom friction formulated by Hunter (1975) was adopted instead of a quadratic bottom friction:

$$\tau_{b\lambda} = \rho_o C_d \kappa u_b \quad (3.24)$$

$$\tau_{b\phi} = \rho_o C_d \kappa v_b \quad (3.25)$$

where $\tau_{b\lambda}$ and $\tau_{b\phi}$ are the zonal and meridional components of the bottom frictional stress, respectively. ρ_o is the sea water density, C_d is the bottom drag coefficient (0.0025), κ is the coefficient of the linear bottom friction, and u_b , v_b , are the model velocity at the bottom in the zonal and meridional directions, respectively.

The linear bottom friction coefficient, κ , was given by time averaging the quadratic bottom friction term in the presence of strong tidal currents. In this study we applied a linear bottom friction coefficient used by Lee *et al.* (2000).

$$\kappa = 1.23 \sqrt{(\overline{u_t})^2 + (\overline{v_t})^2} \quad (3.26)$$

where $\overline{u_t}$ and $\overline{v_t}$ represent the depth-averaged M₂ tidal velocity in the zonal and meridional directions, respectively. The zonal and meridional components of the M₂ tidal current for the tide parameterization were obtained from the NAO.99Jb model (Matsumoto *et al.*, 2000).

3.5 Model test run (Error test for calculation of volume transport using box model)

Finite difference schemes have fundamental errors such as truncation error. Though MSQ scheme for tracer advection effectively suppresses the spurious tracer extrema than centered scheme, it still has some problems of computational dispersion and numerical diffusion. So, before the

tracer experiment in the ECS model, a simple box model using RIAMOM is tested in this section for error estimation of volume transport calculation using the passive tracer (Fig. 3.1a). The box model has 10 vertical grids (z-direction) with 10 m vertical spacing in Cartesian coordinates, and 50×50 horizontal grids (x, y-direction) with horizontal grid spacing of 18.53 km, corresponding to the distance of $1/6^\circ$ in the meridional direction on the earth's surface. In order to exclude the variation of the current induced by the earth's curvature and angular velocity, x-direction velocity is fixed to a constant positive value in the whole model domain, and y, z-direction velocities are set to 0 throughout all the simulation time. The constant velocity in the x-direction is calculated from the volume transport through inflow boundary and the vertical area. Six velocity cases in the x-direction are tested: 5.74,

11.48, 17.22, 22.96, 28.70, 34.44 cm/s correspond to 5, 10, 15, 20, 25, 30 Sv, respectively.

Tracer release positions are set in the inflow boundary along the y-direction (Fig. 3.1b) and in the middle line of the y-direction along the x-direction (Fig. 3.1c). The former estimates the error along the current direction and the latter in the lateral direction. In conjunction with these two different release positions, another two cases, with or without diffusion, are executed for the respective former cases of different release position. For the With-Diffusion cases, the horizontal and vertical eddy diffusivities are fixed to $442.358 \text{ cm}^2/\text{s}$ and $456.706 \text{ cm}^2/\text{s}$, which were annually averaged in the shallow area west of 123°E from the results of preliminary experiment in Chapter. 4. After all, with the combination of current velocity, release position, and diffusion effect, total 24 cases are calculated, and

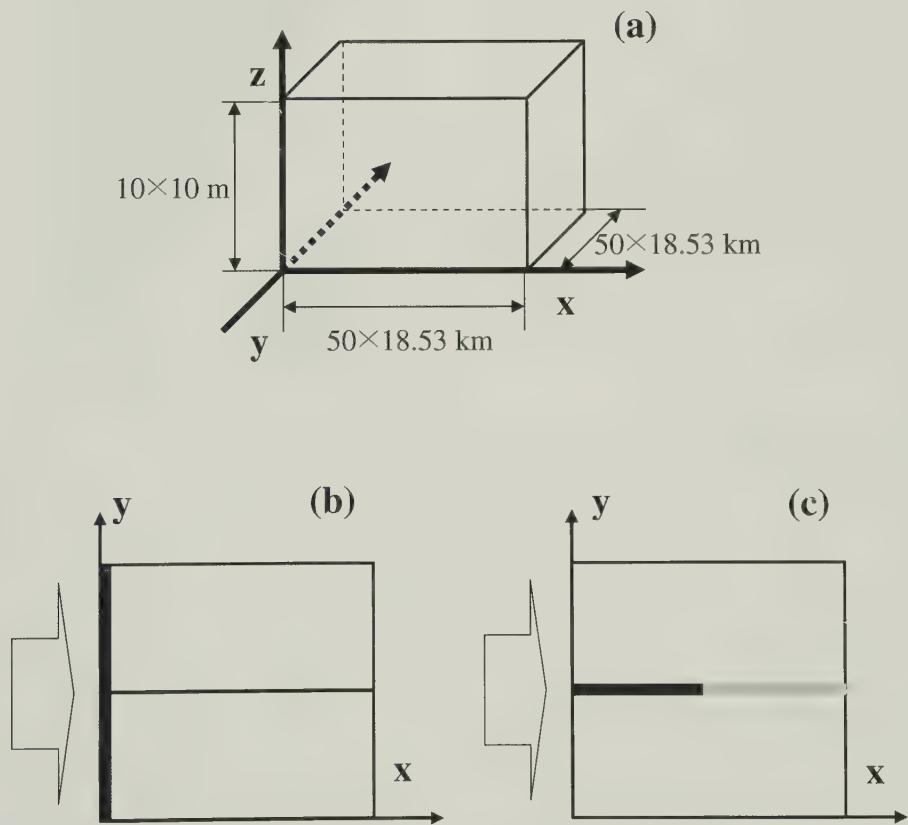


Fig. 3.1 (a) Box model has 10 vertical grids with 10 m vertical spacing, and 50×50 horizontal grids with horizontal grid spacing of 18.53 km (a). Tracer release positions are set in the inflow boundary along the y-direction (b) and in the middle line of the y-direction along the x-direction. (c). Thick black lines are release positions with concentration of 100, and thick gray line fixes to 0. (pp.21)

Table 3.1 Calculated volume transports using tracer for each case with fixed volume transports. A case and B case denote that the release positions are parallel to y-direction (Fig. 3.1b) and x-direction (Fig. 3.1c). (pp.22)

Volume Transport [Sv = 10 ⁶ m ³ /s]	With-Diffusion [Sv]		Without-Diffusion [Sv]	
	A case	B case	A case	B case
5	5.134	0.065	5.101	0
10	10.219	0.065	10.202	0
15	15.314	0.065	15.302	0
20	20.412	0.065	20.403	0
25	25.511	0.065	25.504	0
30	30.610	0.065	30.605	0

the results are summarized in Table 3.1. Though the volume transports estimated from the tracer experiment were slightly overestimated about 2 % of the real transport in both with and without diffusion, the error was not so large. In addition, the false advection of tracer across the current was not occurred. The table shows that the inclusion of the diffusion for the estimation of the volume transport is trivial, but the volume transports are calculated just from the advection term of advection-diffusion equation in the study (Without-Diffusion).

3.6 Model domain and boundary conditions

The model region (Fig. 3.2) covers the entire Yellow and East China Seas. The horizontal resolution is 1/6° and the number of vertical levels is 41 with a minimum depth of 10 m and a maximum depth of 2000 m (Table 3.2). We increased the vertical resolution near the sea surface. From the surface to a depth of 300 m, there are 23 vertical levels with 5 to 20 m spacing. The bottom topography is derived by the horizontal averaging of the Jtopo30 dataset from the Marine Information Research Center of the Japan Hydrographic Association (www.mirc.jha.or.jp/products/JTOPO30/). In spite of the high resolution, the Jtopo30 dataset only covers the eastern part of 120°E, so the Etopo5 dataset (NGDC,

www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/relief/ETOPO5/) is used for the remainder. The bottom topography of the model region is shown in Fig. 3.2. The Taiwan Strait, the east of Taiwan, the Tokara Strait, and the K/T Strait are the main open boundaries. The southeastern boundary along the Ryukyu Islands is closed.

Many scientists have suggested different volume transports through the Taiwan Strait, depending on the measuring time and position. The result of Wang *et al.* (2003) is used as an inflow volume transport of a control case for this study and the transport through the Taiwan Strait is set to 0.9 Sv in winter and 2.7 Sv in summer. Wang *et al.* (2003) estimated the volume transport from the empirical formula using the shipboard ADCP for 2.5 years and the along-strait wind data. Transports are interpolated as a sinusoidal curve. The seasonally varying transport east of Taiwan has a maximum of 24 Sv in summer with a weaker secondary maximum in winter, and a minimum of 20 Sv in fall (Lee *et al.*, 2001). They estimated the volume transport from a sea level difference time series, a 7-year dataset from 1989 to 1996, between Ishigaki island in Japan and Keelung in Taiwan. The outflow transport of the K/T Strait varies monthly and is estimated from sea level differences, a 37-year dataset from 1965 to 2001, between Hakata and Busan (Takikawa and

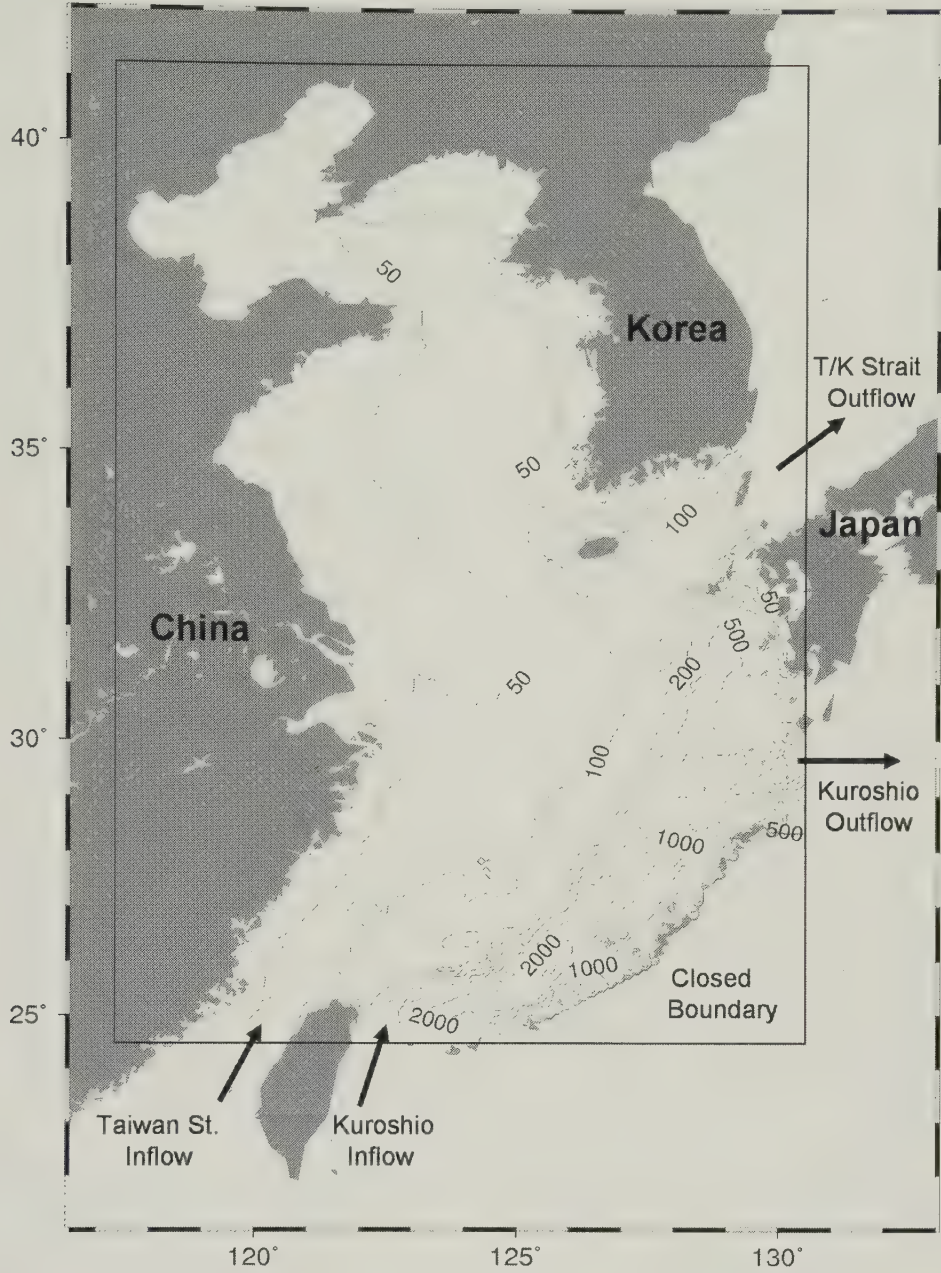


Fig. 3.2 Model domain and boundaries. (pp.22)

Yoon, 2005). The average volume transport through the eastern and western channels is 2.6 Sv.

The remnants of the inflow transport flow out through the Tokara Strait. Fig. 3.3 shows the monthly variations of the volume transport through the Taiwan Strait, the east of Taiwan, and the K/T Strait. The density, derived from the temperature and salinity at each inflow boundary, determined the vertical geostrophic velocities using the thermal wind relation. The calculated geostrophic velocities

are adjusted to meet the volume transports specified at the open boundaries. The inflow temperature and salinity were obtained from the climatology data of the World Ocean Atlas 2001 (WOA01) with a 1/4° grid resolution (Boyer *et al.*, 2002; Stephens *et al.*, 2002).

The heat flux at the sea surface was calculated using the Barnier method (Barnier *et al.*, 1995). The model heat flux appears as the sum of a climatological flux and a correction term proportional

Table 3.2 Layer thickness and depth used in the model. Δz is layer thickness and z is depth. (pp.22)

Levels	Δz [m]	z [m]
1~6	5	30
7~13	10	100
14~23	20	300
24~33	40	700
34~38	80	1100
39	200	1300
40	200	1500
41	500	2000

to the difference between the climatological sea surface temperature and the model surface temperature,

$$Q_{NET}(T_s) = Q_{NET}(T_s^{clim}) + \left(\frac{\partial Q_{NET}}{\partial T}\right)_{T_s^{clim}}(T_s^{clim} - T_s) \tag{3.28}$$

where $Q_{NET}(T_s^{clim})$ is the climatological flux, T_s^{clim} is the climatological sea surface temperature, and T_s is the model surface temperature.

The heat flux was evaluated with a combination of the Southampton Oceanography Centre (SOC) climatological heat flux (Grist and Josey, 2003) and the sea surface temperature of the WOA01 climatology dataset with a relaxation time scale of ten days. The sea surface salinity was restored at the surface grid using the WOA01 climatology dataset. We adopted the monthly mean sea surface wind field which was computed from the weather

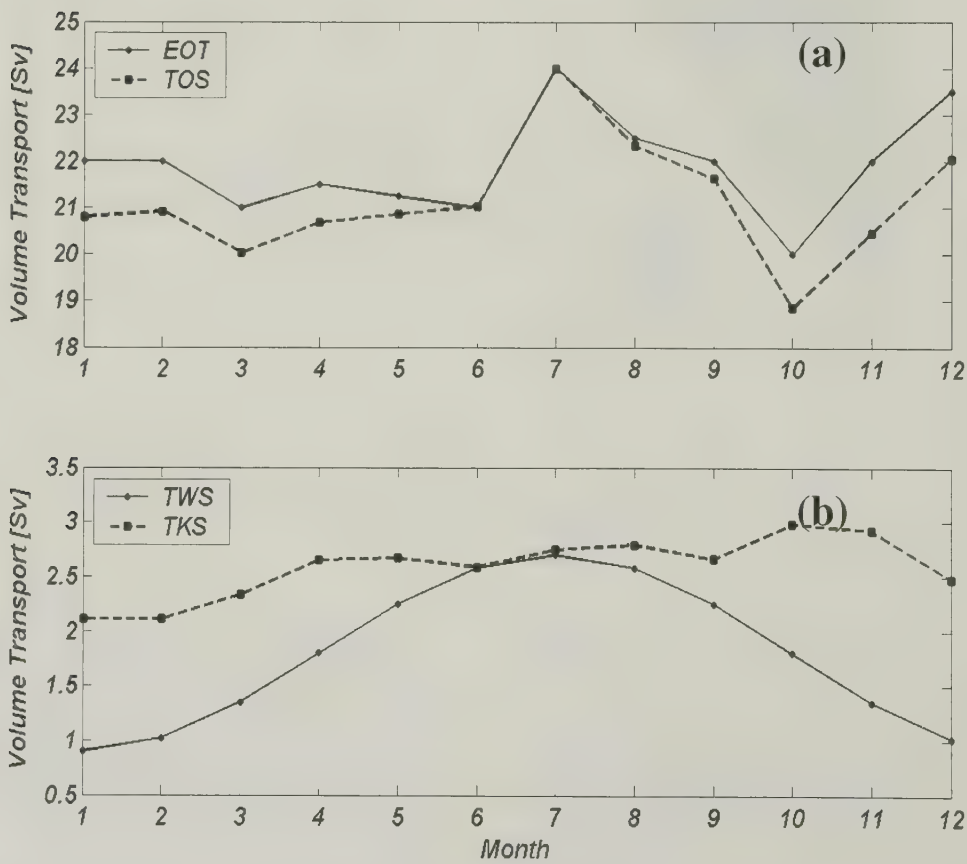


Fig. 3.3 Monthly value of the volume transports through (a) the east of Taiwan (EOT: solid line), the Tokara Strait (TOS: dashed line), (b) the Taiwan Strait (TWS: solid line), and the Korea/Tsushima Strait (TKS: dashed line). (pp.23)

Table 3.3 Names of experiments and cases. (pp.24)

Name of Experiment		Name of case	Section
Tracer Experiment	Preliminary Experiment	Case. A, B	4.3
	Experiment 1 (Exp. 1)	Case. 1	4.4
	Experiment 2 (Exp. 2)	Case. 1 ~ 8	5.2
	Experiment 3 (Exp. 3)	Case. C, D	5.4
Momentum balance analysis		Case. 1, 2	5.3

charts for 1978 ~ 1995 (Na and Seo, 1998), and converted it into wind stress using the Large and Pond (1981) surface drag coefficient formulation.

The model was initialized from rest with zero sea level elevation and with an annual mean temperature and salinity taken from the WOA01 dataset. All forcing and boundary inputs were provided by monthly data and linearly interpolated to the model time step. After a spin up time of six years, passive tracers were released. A detailed explanation of passive tracer experiments is given in Section 4.4.1. Names of experiments and cases are summarized in Table 3.3

Chapter 4. Intrusion pattern of Kuroshio water

4.1 Introduction

The intrusion pattern of Kuroshio water is investigated by the passive tracer experiments in this chapter. Section 4.2 confirms a validation of the model, and describes the general features of the ECS. In the Preliminary Experiment, section 4.3, the tracer distribution released from the Taiwan Strait is discussed (Case. A) and that from the east of Taiwan (Case. B). Section 4.4 describes the results of a control case. The control case, labeled Case. 1 (Experiment 1), sets tracer release positions along the local sections of the 200 m isobath line and adopts the boundary conditions described in the previous Chapter.

This chapter emphasizes the importance of the Kuroshio intrusion east of Taiwan showing winter and summer intrusion patterns. When it comes to the seasonal variation, Hur *et al.* (1999) pointed out

that the oceanographic season in the ECS lags the meteorological season slightly. They defined four seasons based on the monthly T-S diagram: spring from April to June, summer from July to September, autumn from October to December, and winter from January to March. In this study, the seasonal variation is discussed on the basis of this criterion, and the modeled winter and summer cases are represented by the results of February and August, respectively.

4.2 General features of the current field and comparison with the vertical section in the PN-line

Fig. 4.1 shows that the time variations of spatially-averaged (0 ~ 200 m) kinetic energy, temperature, and salinity during a six-year spin up of a control case. It represents that the model reached a statistical equilibrium after a spin up of about six years. The monthly averaged current distribution of the control case after a spin up is shown in Fig. 4.2. In order to verify the validation of current field, the model results are compared to previous studies.

Researchers have suggested a schematic view of the current system based on observations using ADCPs, current meters, and satellite tracked drifters. Fang *et al.* (1991) analyzed historical current meter data above the continental shelf of the ECS and obtained similar northeastward current patterns for four seasons. More detailed current patterns of the ECS in summer were shown by Katoh *et al.* (1996a, 1996b, 2000) using four round-trip ADCP surveys. Katoh *et al.* (1996a,

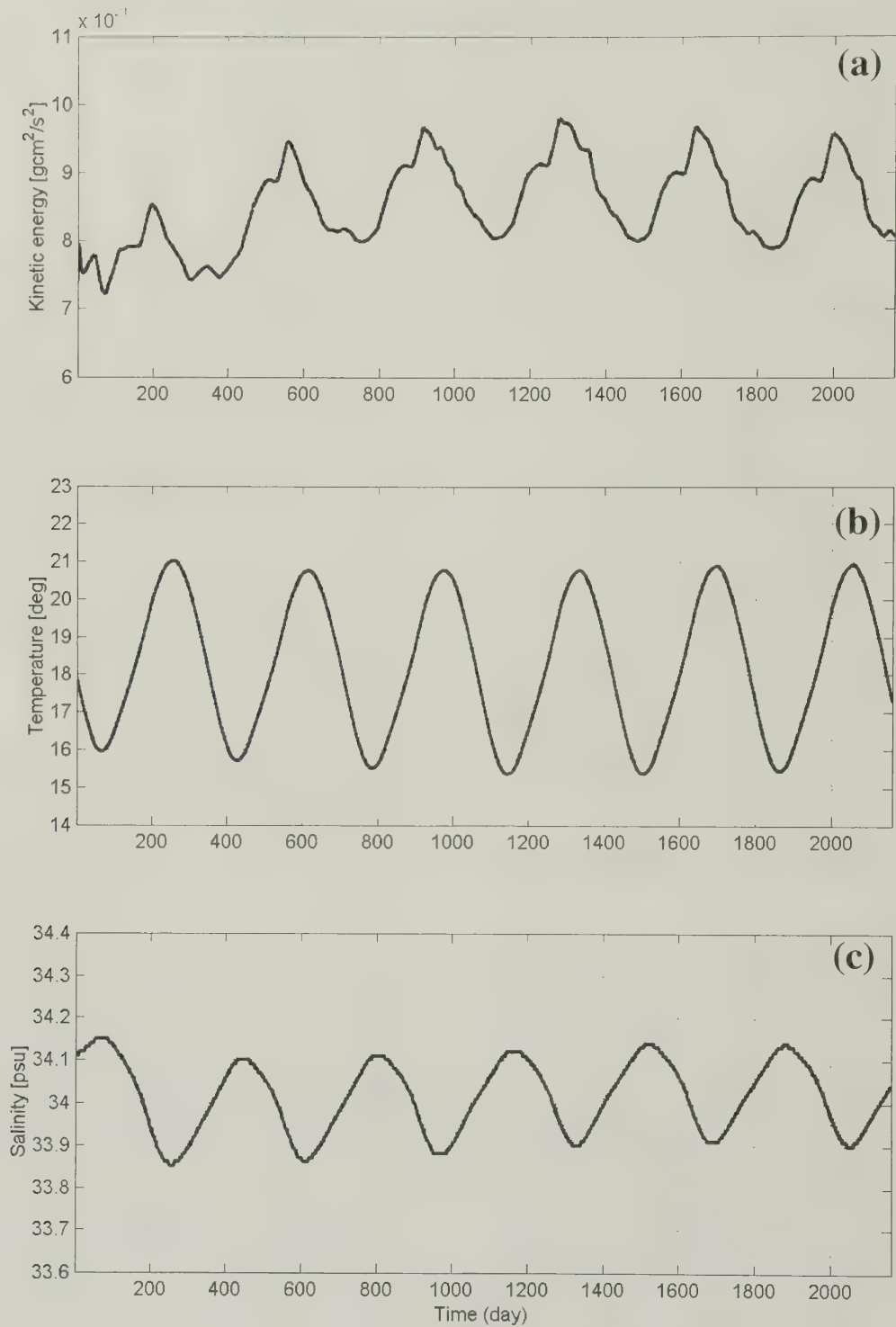


Fig. 4.1 Time variations of spatially-averaged (0~200 m) kinetic energy (a), temperature (b), and salinity (c) during a six-year spin up. (pp.25)

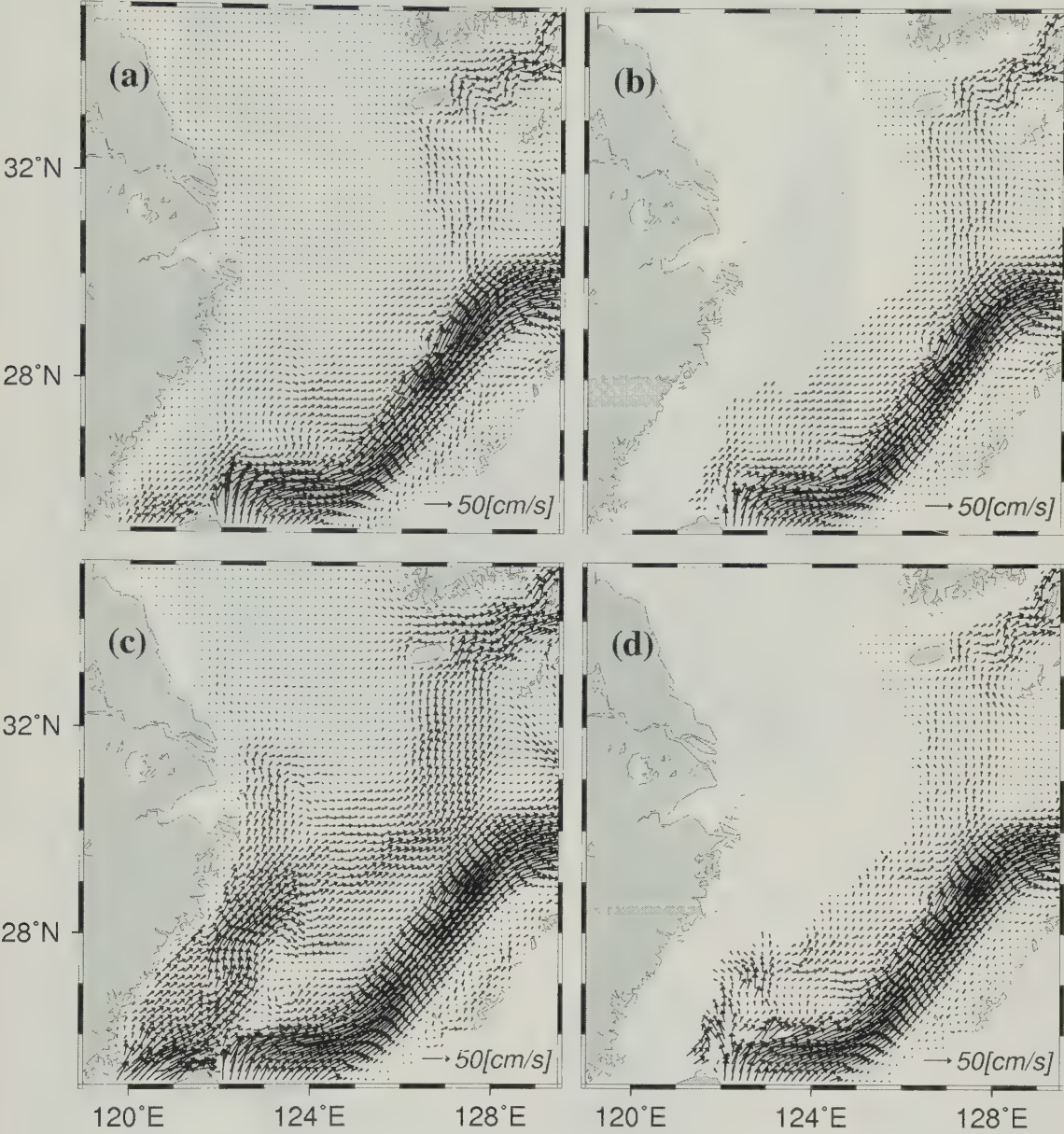


Fig. 4.2 Surface (2.5 m) and deeper layer (85 m) velocity fields of the seventh year of the control case (Case.1) in the ECS: (a) surface velocity field in winter, (b) deeper layer velocity field in winter, (c) surface velocity field in summer, (d) deeper layer velocity field in summer. (pp.25)

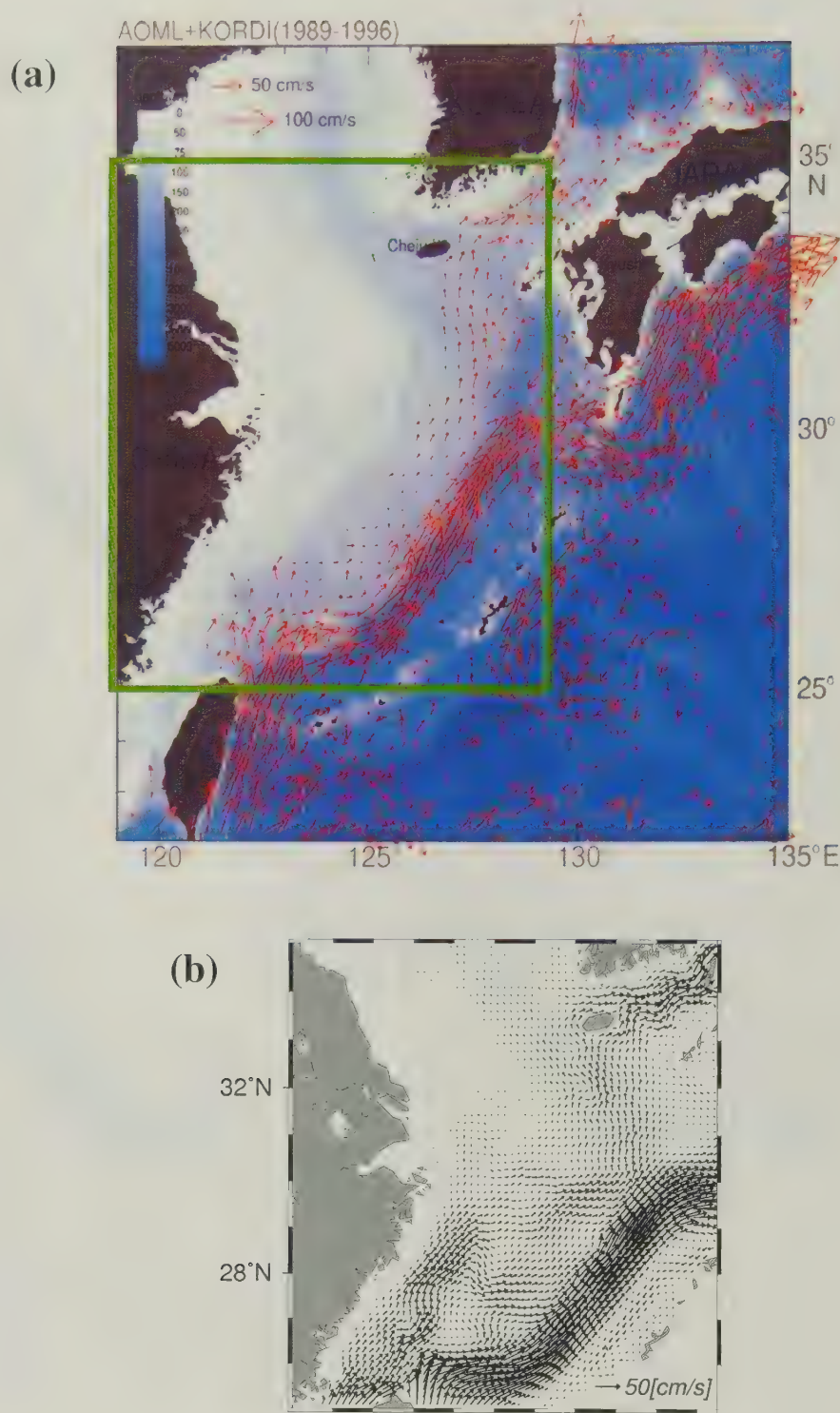


Fig. 4.3 Current field estimated from surface drifter trajectories deployed at 15~50 m depth (after Lie *et al.*, 1998) and annual-mean surface current field (15~50 m) obtained by the model results of the seventh year. (pp.26)

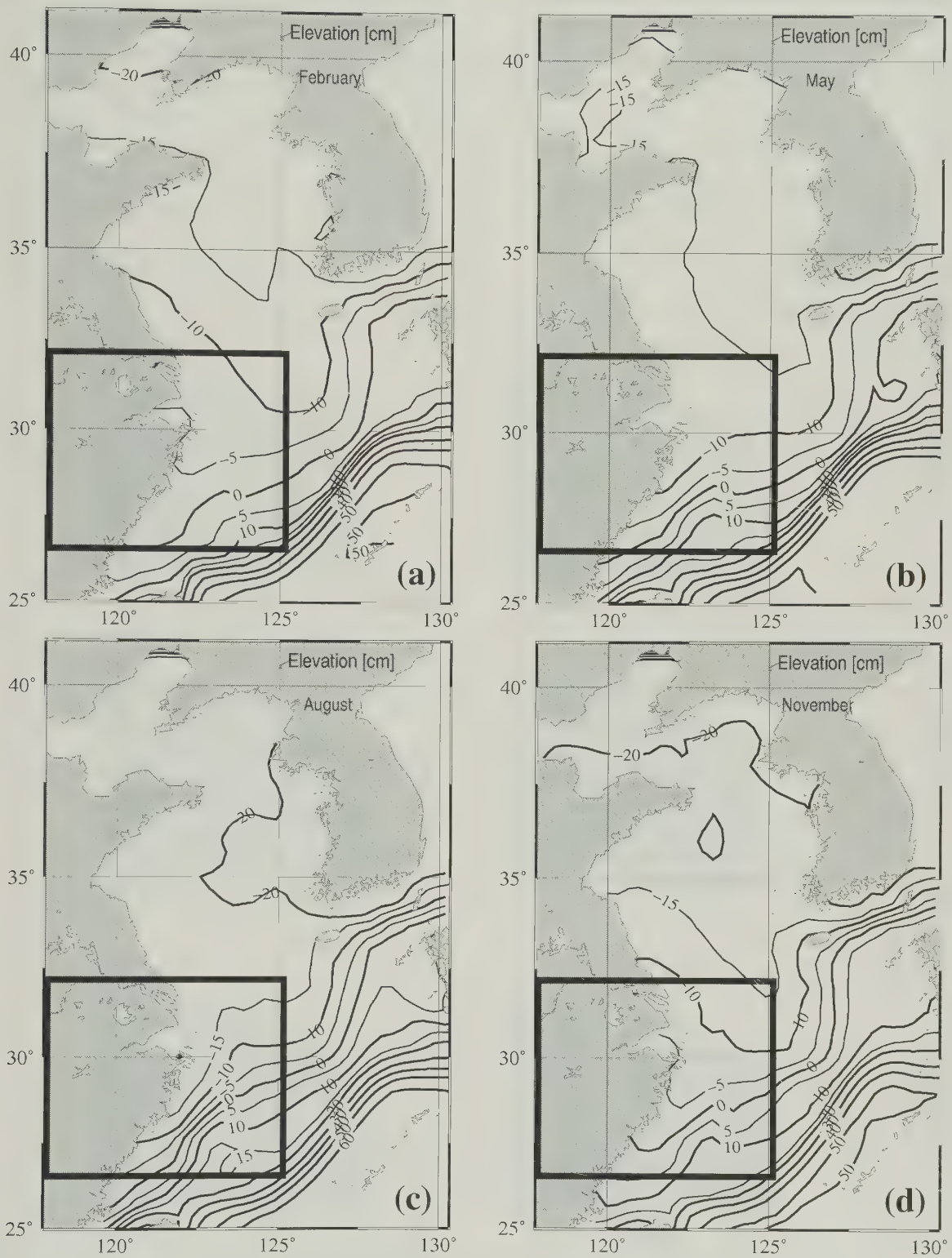


Fig. 4.4 Modeled sea surface elevation fields: (a) winter, (b) spring, (c) summer, and (d) autumn. Patterns of seasonal variation inside the box agree well with those by Yanagi *et al.* (1997). (pp.26)

1996b) presented detailed current structures west of Kyushu and the eastern continental shelf margin of the ECS, respectively. Moreover, Katoh *et al.* (2000) showed current distributions in the southern ECS where the outflow from the Taiwan Strait flows northeastward along the coast of China, and the Kuroshio branch current flows northward east of Taiwan with the anti-cyclonic eddy on its right. Lie *et al.* (1998) showed the separation of the Tsushima Warm Current from the Kuroshio by composite trajectories of 172 drogued drifters (Fig. 4.3a).

Fig. 4.3b shows an annual mean of surface current field averaged in the same depth (15~50 m) with Fig. 4.3a calculated by Lie *et al.* (1998). The model results of the seventh year successfully simulated the well-known currents such as the Kuroshio, the

outflow from the Taiwan Strait, and the Kuroshio branch current. The surface elevation after a spin up (Fig. 4.4) also represents a good agreement with the estimated distribution from altimetric data (Fig. 4.5) by Yanagi *et al.* (1997), especially on the western ECS shown by rectangular boxes where might be affected by the Kuroshio.

The PN line in the ECS is a regular section observed by the Nagasaki Marine Observatory, and it provides a good measure for the model validation in the ECS. Fig. 4.6 shows the modeled temperature, salinity, and along-shelf velocity fields in winter and in summer at the PN line. The temperature and salinity fields are similar to those of Oka and Kawabe (1998), Fig. 4.7, seasonally averaged during 1988 to 1994, especially in summer, by displaying the

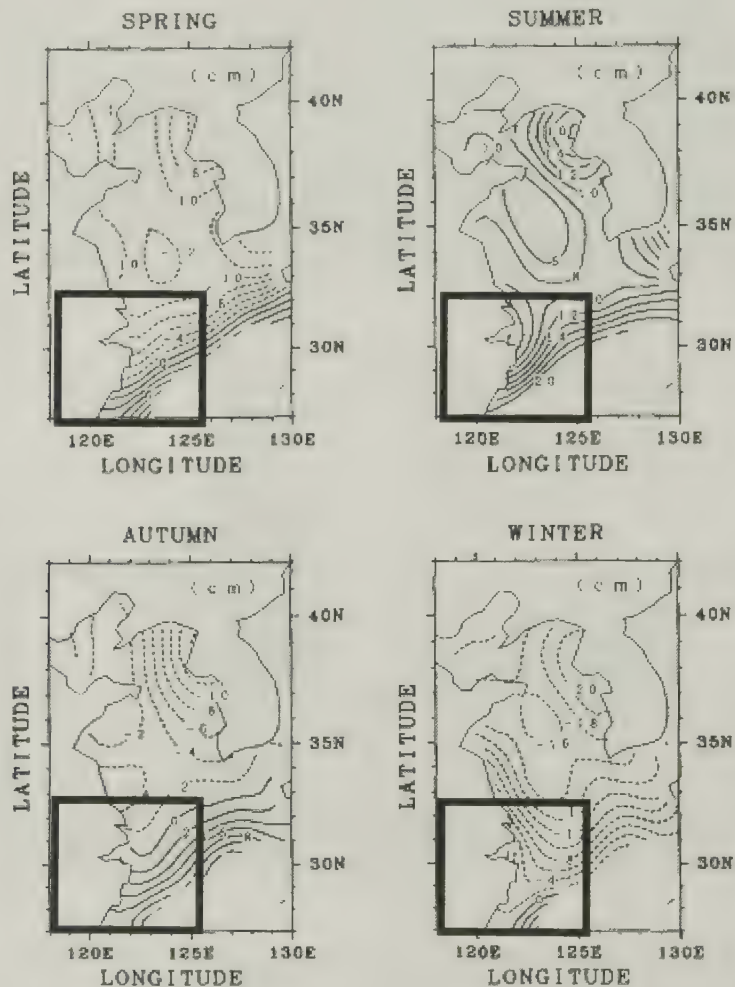


Fig. 4.5 Seasonal variation of sea surface dynamic topography estimated from altimetric data. (after Yanagi *et al.*, 1997) (pp.26)

same extent of intrusion range and thickness. The profiles of the along-shelf velocity component also show well the structure of the Kuroshio in the ECS. Although the maximum velocity is smaller than the observation, the velocity field around the Kuroshio and near the shelf-break matches well with those of Oka and Kawabe (1998).

Through comparison of the model results with the surface current distributions, the surface elevation,

and the PN-line observations by previous studies, it is confirmed that the model simulates well the circulation in the ECS and the vertical density field around the shelf break. Based on the validation of model, the results of the tracer experiments will be described.

4.3 Preliminary Experiment (Case. A, B — released from the Taiwan Strait and the east of Taiwan)

In order to investigate the behavior of the outflow

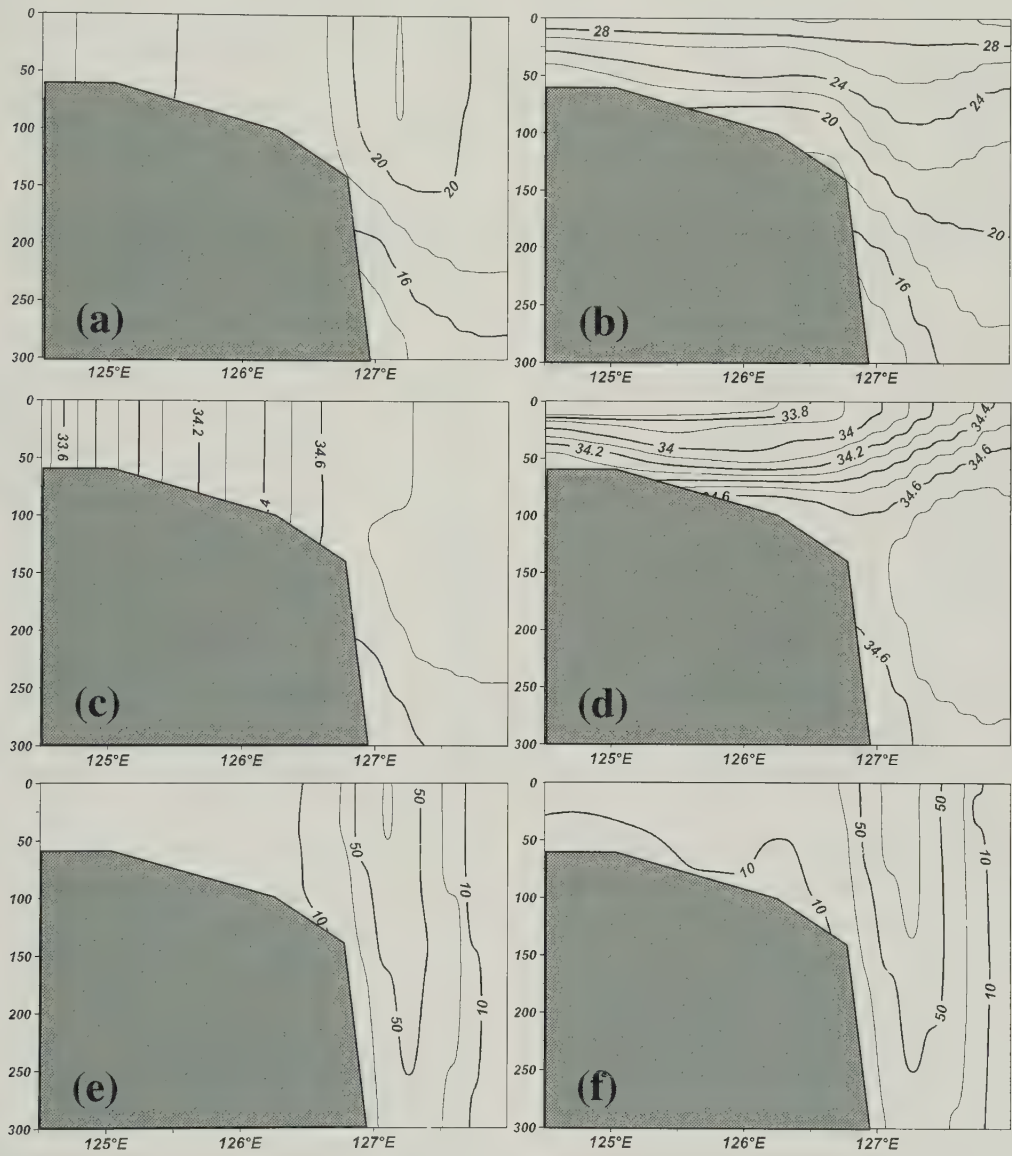


Fig. 4.6 Cross-sections of temperature [°C], salinity, and along-shelf velocity [cm/s] along the PN-line for the modeled control case in winter and in summer: (a) temperature profile in winter, (b) temperature profile in summer, (c) salinity profile in winter, (d) salinity profile in summer, (e) along-shelf velocity in winter, (f) along-shelf velocity in summer. Thin solid line represents a middle value between two thick solid lines. (pp.26)

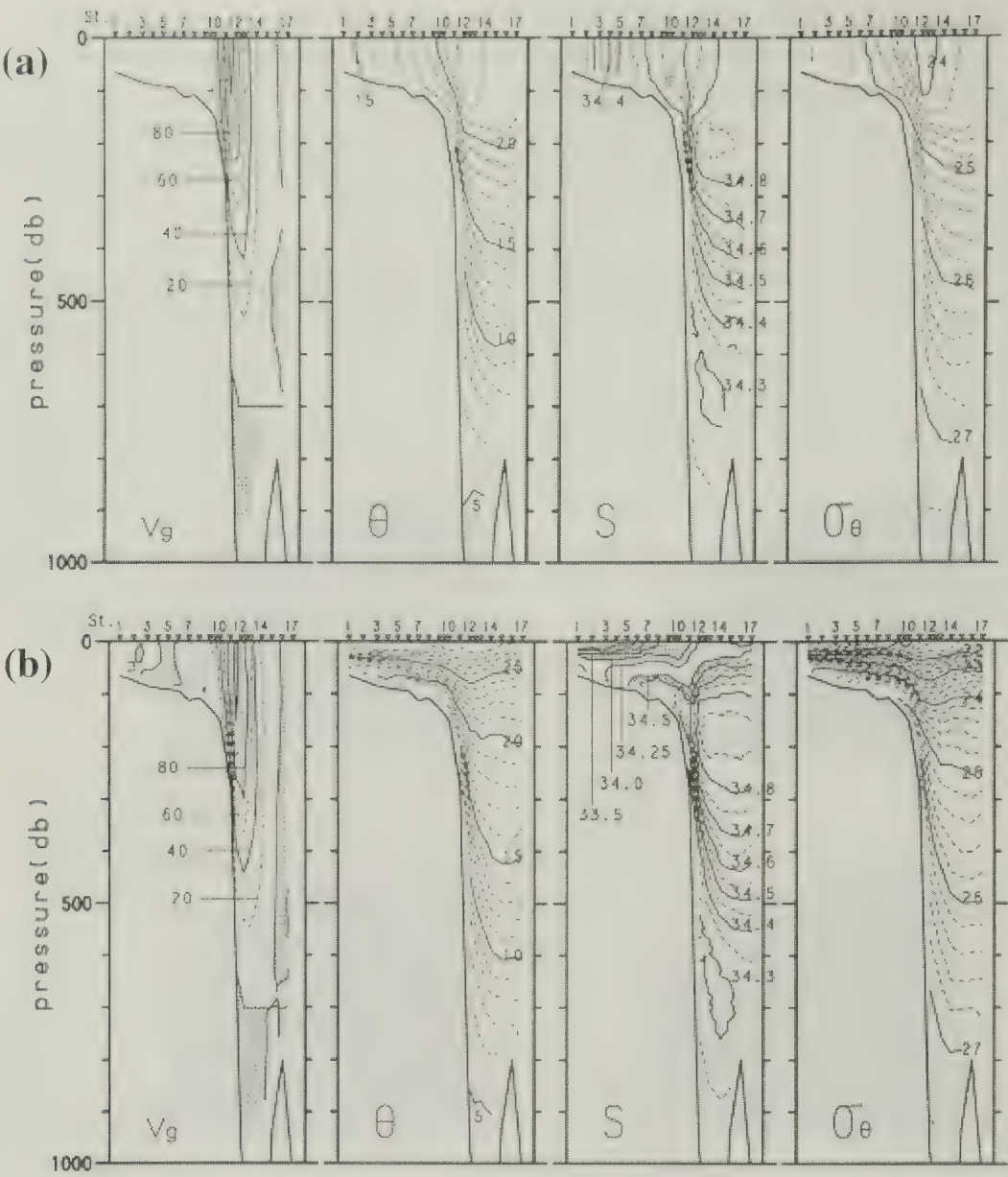


Fig. 4.7 Distributions of geostrophic velocity (V_g) (cm/s), potential temperature (θ) ($^{\circ}\text{C}$), salinity (S) and potential density (σ_{θ}) at the PN line in winter (a), summer (b), averaged during 1988~94 (after Oka and Kawabe, 1998). (pp.26)

from the Taiwan Strait, the tracer was deployed for six years through the Taiwan Strait after a spin up time of six years. The concentration of the tracer was set to 100 and released into the model domain in which the initial concentration was entirely zero. The tracer concentration was governed by the same advection-diffusion equation that determined the temperature and salinity. No surface or bottom flux of the tracer was applied.

At the central part of the ECS, concentration

of the tracer, which originated from the Taiwan Strait, reached a converged state having regular seasonal variation in the third year after deployment (not shown here). Results of the sixth year after the release of the tracer were analyzed and it is presented as the preliminary study, as a similar experiment was already carried out by Guo *et al.* (2006).

Fig. 4.8 shows the vertical profile of the tracer concentration which is horizontally averaged at

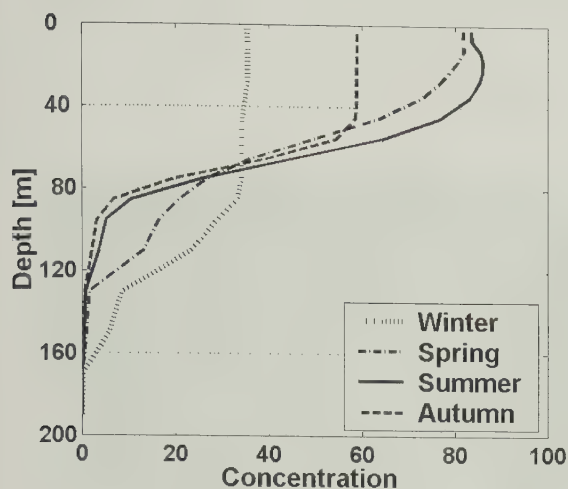


Fig. 4.8 Vertical profile of the averaged tracer concentration in the Preliminary Experiment. The tracer is horizontally averaged at the area where the water depth ranges from 100 m to 200 m along the shelf break at the west of 127°E. (pp.27)

the area where the water depth ranges from 100 m to 200 m along the shelf break. The area was selected since it was expected to be a boundary between the outflow from the Taiwan Strait and the Kuroshio. The tracer from the Taiwan Strait is mainly distributed in the upper part of the shelf. The average tracer concentration falls to about 10 percent in the summer at the depth of 80 m. Taking into account the fact that the depth of the Taiwan Strait is less than 60 m, the summer season with strong stratification by surface heating and relatively weak wind stress allows the water from the Taiwan Strait to be confined to just the upper layer. For simplicity, the vertical section along the 200 m isobath line was divided into an upper layer (0~80 m) and a lower layer (80~200 m). Based on this vertical partition, the Kuroshio intrusion pattern is investigated.

The horizontal distributions of the tracers at depths of 2.5 m and 85 m are shown in Fig. 4.9. In winter, surface cooling and strong wind stress induce vigorous vertical mixing, making the water column homogeneous. The tracer from the Taiwan Strait is distributed in nearly the same area at the surface (2.5 m) and at a deeper layer (85 m). However, different patterns emerge in summer. With the increased inflow transport from the Taiwan Strait, the tracer from the Taiwan Strait covers

the surface of the ECS widely. Unlike the surface, concentration of the tracer is reduced remarkably at the deeper layer (85 m). Because the model inflow boundaries are not only the Taiwan Strait but also east of Taiwan, the deeper layer, where showed a low concentration of the tracer from the Taiwan Strait, was filled with the tracer from east of Taiwan (Fig. 4.10).

This experiment cannot give us clear information regarding the location of the vigorous intrusion, how much transport flows into the shelf area of the ECS from the Kuroshio, where the intruded Kuroshio water flows to, and so on. To answer these questions, Experiment 1 was carried out.

4.4 Tracer Experiment 1 (Case.1 — released from a 200 m-line: Control case)

4.4.1 Description of passive tracer experiments

In order to investigate the behavior of the Kuroshio water intruded onto the ECS shelf, the release position was set along the 200 m isobath line. The release position was divided into five local sections of 1 degree interval from 122°E to 127°E and one additional section from 127°E to 128.5°E. Moreover, each local section was divided into two vertical sections: upper layer (0~80 m) and lower layer (80~200 m).

The passive tracers were independent of each other but they moved in the same current field. A tracer which flowed down with the Kuroshio outside of the 200 m isobath line could intrude across other local sections along the 200 m line. To prevent this contamination by the same tracer from outside, when tracers were released along a certain local section, the concentration of tracers along the other local section and from 128.5°E to Kyushu Island on the 200 m isobath line was fixed to 0. The tracers were deployed separately for 30 days through the local sections of the 200 m isobath line. The 30 days were selected for the time that the tracers did not arrive at the K/T Strait. In this way, four seasonal cases were simulated. After a spin up time of six years, four sets of models were ready for the tracer experiments of the seventh year. With the additional calculations of 1 month for a winter case, 4 months for a spring case, 7 months for a summer case, and 10 months for an autumn, the tracers were released

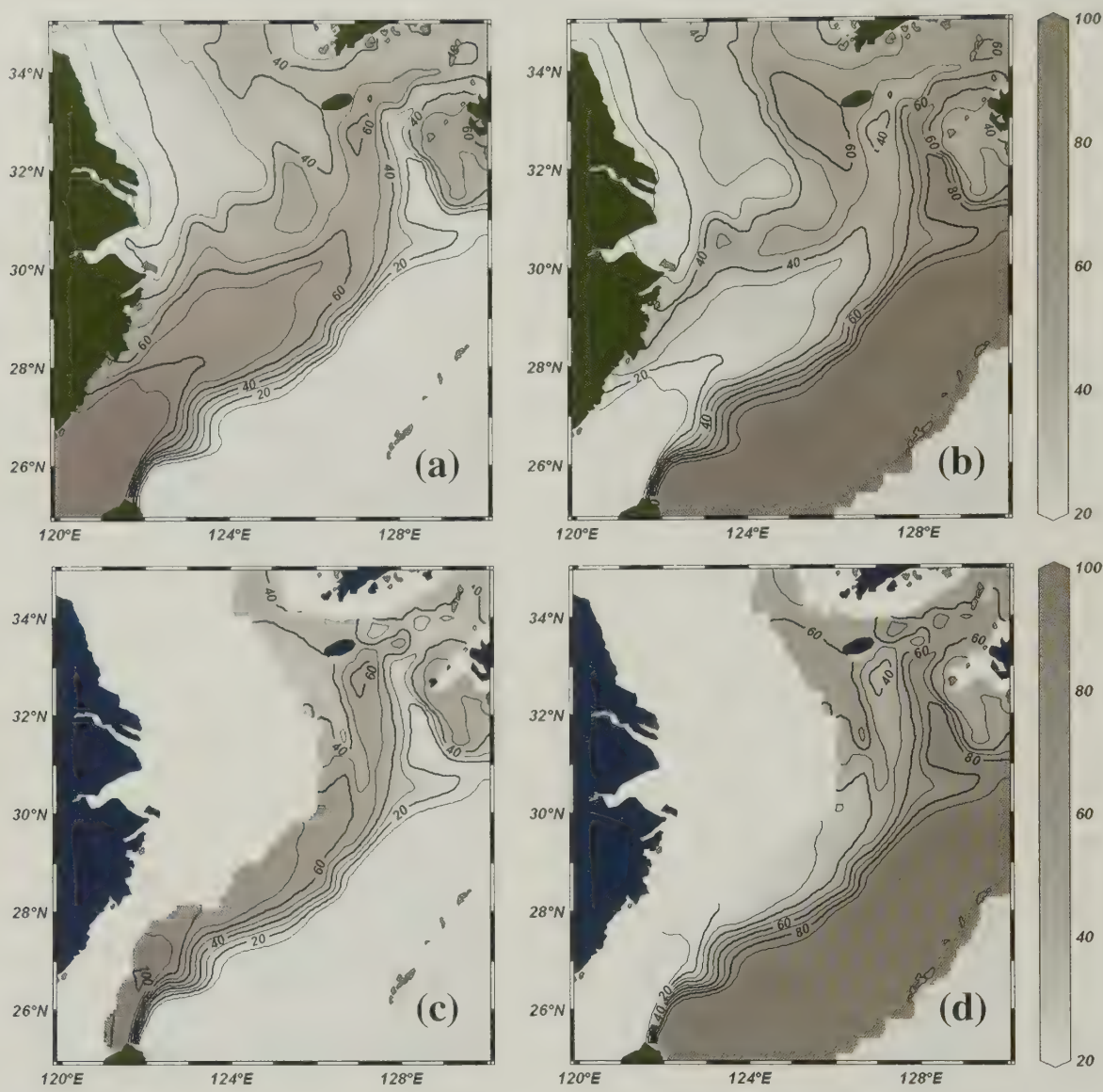


Fig. 4.9 Winter distributions of the tracers in the Preliminary Experiment: surface distributions (2.5 m) of the tracers released from the Taiwan Strait (a) and the east of Taiwan (b). subsurface distributions (85 m) of the tracers released from the Taiwan Strait (c) and the east of Taiwan (d). (pp.28)

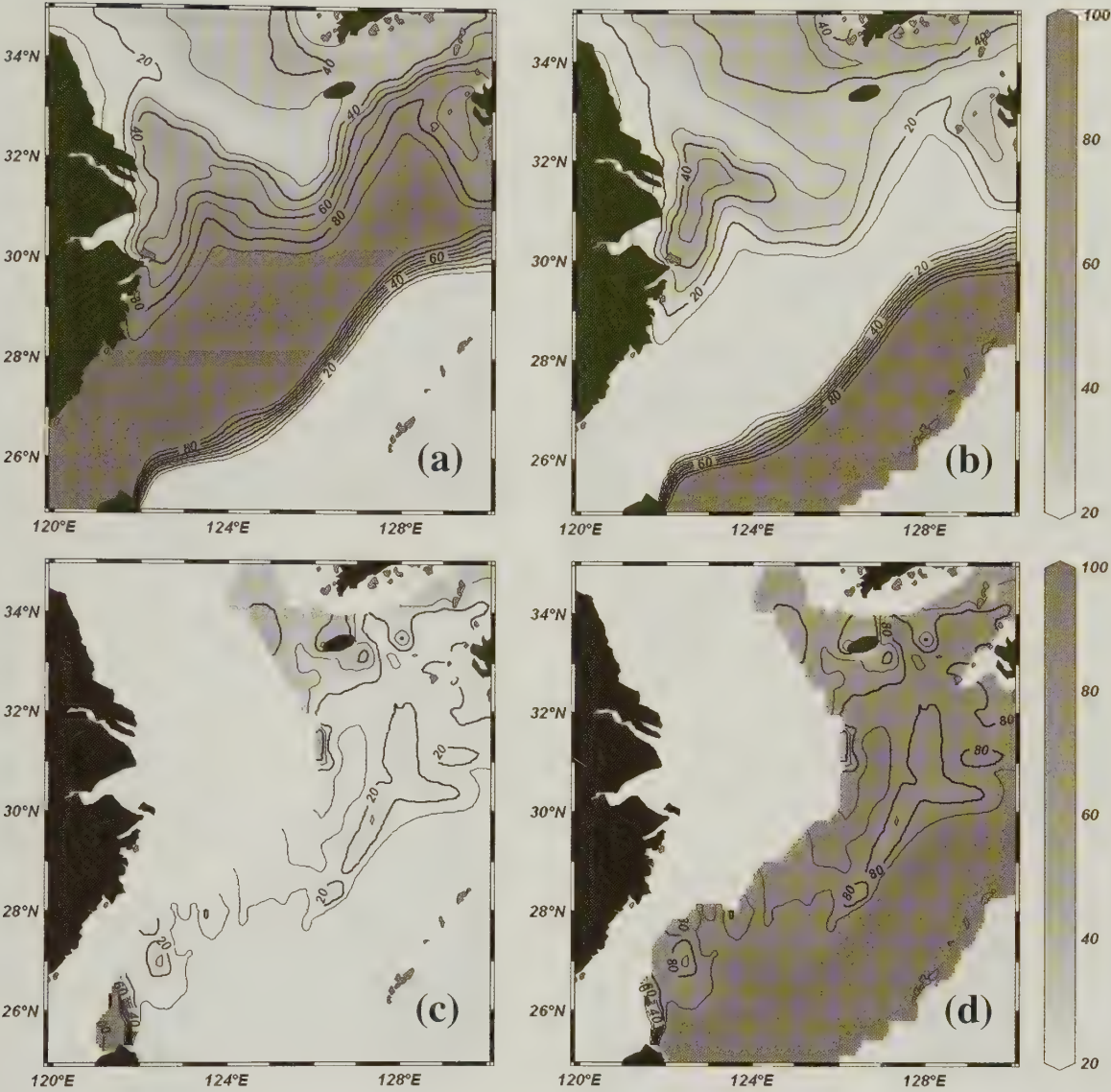


Fig. 4.10 Summer distributions of the tracers in the Preliminary Experiment: surface distributions (2.5 m) of the tracers released from the Taiwan Strait (a) and the east of Taiwan (b), subsurface distributions (85 m) of the tracers released from the Taiwan Strait (c) and the east of Taiwan (d). (pp.28)

on the first day of February for the winter case, May for spring, August for summer, and November for autumn. To show the horizontal distribution of intruded water, a vertically integrated mass was used.

The vertically integrated mass is expressed as follows.

$$\int_V C \cdot dV \quad (4.1)$$

where C is the concentration of the tracer from 0 to 100, and V is volume of each grid including the tracer. The unit is $[\text{km}^3]$.

The intruded volume transport across the 200 m line could be calculated by the time derivative of the total amount of water including the passive tracer as demonstrated by Isobe and Beardsley (2006).

$$\frac{\partial}{\partial t} \left(\int_V \frac{C}{100} dV \right) \quad (4.2)$$

Calculating the volume transport using the tracer, the diffusions can lead to the wrong estimation of volume transport, especially regarding the tracer released from the local sections. So, for the calculation of the volume transport, the motion of tracer was set to be affected only by the advection, unlike Isobe and Beardsley (2006). Detailed behavior of the tracer is also shown using the same tracer governed only by the advection in the Tracer experiment 1 and 2. Meanwhile, in the Preliminary experiment and Tracer experiment 3, the tracer is considered to be governed by the advection-diffusion equation like temperature and salinity.

4.4.2 Behavior of the tracer intruded onto the ECS shelf

Fig. 4.11 shows horizontal distributions of intruded tracer through the upper 80 m and below 80 m in winter and summer. The outer thick solid line represents the value of 300 $[\text{km}^3]$, which is about 10 % of maximum value. The unit of the vertically integrated tracer, $[\text{km}^3]$, is omitted. The contour increments are 600. The value of 1500 is also represented by the thick solid line.

To specify the intrusion pattern of the control case, the detailed spatial distribution of the intruded

tracer through each local section below 80 m was investigated (Fig. 4.12). Each contour that is depicted by the different types of line represents the value of 300, the same with the outer thick solid line of Fig. 4.11. Fig. 4.12 clearly shows the region of the main intrusion as indicated by previous studies: northeast of Taiwan (e.g., Chen *et al.*, 1994; Tang *et al.*, 1999; Tang *et al.*, 2000) and west of Kyushu (e.g., Lie and Cho, 1994; Lie *et al.*, 1998; Hsueh *et al.*, 1996). The intrusion from the Kuroshio in the central part of the 200 m line ($124 \sim 127^\circ\text{E}$) is confined to the outer continental shelf. A large difference between winter and summer is seen in the distribution of the tracer intruded through $122 \sim 123^\circ\text{E}$. In winter, the tracer is limited south of 28°N , and extends eastward, while in the summer a part of the tracer intrudes northward into the shallow area. Where does the Kuroshio water intruded through $122 \sim 123^\circ\text{E}$ flow to in winter and summer? There is a need to investigate the spatial variability of the intruded tracer with time. An additional experiment was executed at the end of a spin-up. The tracers were released for 90 days to show the behavior of each intruded tracer. To represent the behavior in each season, the tracers were released one month faster than in Fig. 4.11 and Fig. 4.12: the first day of January for the winter case and that of July for summer.

Fig. 4.13 shows the spatial distributions of the intruded tracer through the upper 80 m and below 80 m in winter and summer. The snapshot results of the tracer distribution were taken with a time interval of ten days. In winter, the pattern of the tracer extension is quite similar in both cases (Fig. 4.13a and Fig. 4.13b). The tracer intruded northeast of Taiwan ($122 \sim 123^\circ\text{E}$) and flows northeastward along the shelf edge. In summer, its distribution is quite different (Fig. 4.13c and Fig. 4.13d). First, the intruded tracer in the upper layer does not flow to the Korea/Tsushima (KT) Strait (Fig. 4.13c). The tracer cannot flow across the 29°N line. Unlike the upper layer, the tracer intruded through the lower layer below 80 m northeast of Taiwan (Fig. 4.13d). The tracers are divided into two major routes: along the shelf and along the small valley in the western ECS. A circle in the center indicates the concentration of the tracer is relatively low because

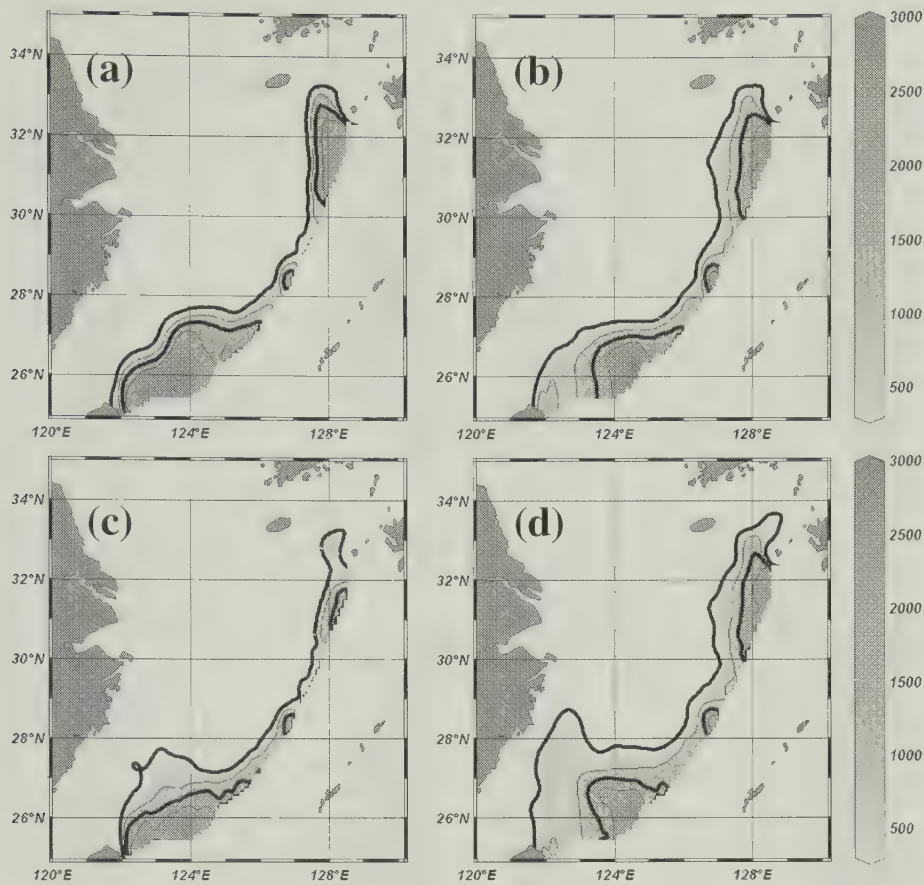


Fig. 4.11 Horizontal distributions of intruded tracer through the upper 80 m and through the below 80 m in winter and summer (Case. 1): the tracers (a) released from 0~80 m in winter, (b) released from 80~200 m in winter, (c) released from 0~80 m in summer, (d) released from 80~200 m in summer. The unit of the vertically integrated tracer, [km³], is omitted. (pp.30)

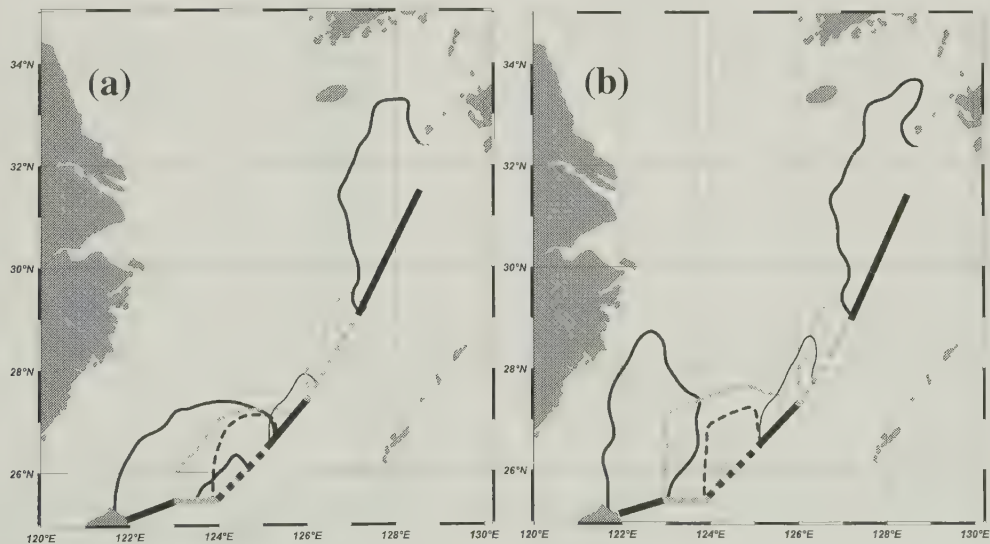


Fig. 4.12 Detailed spatial distribution of the intruded tracer through each local section after 30 days from the release at the 200 m isobath line below 80 m: (a) in winter and (b) in summer. The thick solid or dashed lines with black or gray color along 200 m isobath line represent release positions. The color and shape of the contour lines are matched with those of the line representing the release positions along 200 m isobath line. (pp.30)

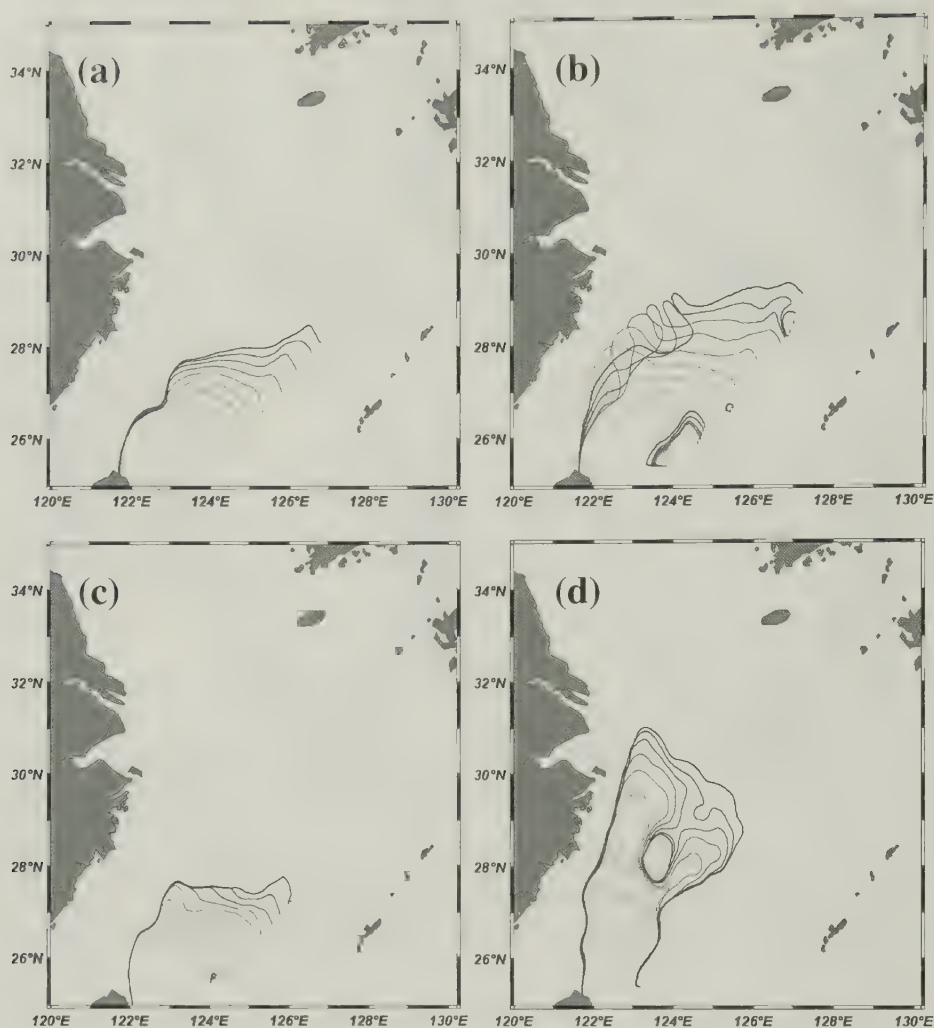


Fig. 4.13 Spatial variability of the intruded tracer through $122^{\circ}\text{E} \sim 123^{\circ}\text{E}$ with a time interval of 10 days. The color of line is darkened with time: the tracers (a) released from $0 \sim 80$ m in winter, (b) released from $80 \sim 200$ m in winter, (c) released from $0 \sim 80$ m in summer, (d) released from $80 \sim 200$ m in summer. (pp.31)

of the local topography bump. It takes about three months to reach the central part of ECS.

Kuroshio water which intruded through the lower layer of $122 \sim 123^{\circ}\text{E}$ in the summer extended into the central part of the ECS. To examine other intrusions through different locations of the 200 m isobath line, the tracers intruded through the lower layer of $123 \sim 124^{\circ}\text{E}$ and $124 \sim 125^{\circ}\text{E}$ in the summer were described. As shown in Fig. 4.14, the intruded Kuroshio water through the lower layer of $123 \sim 124^{\circ}\text{E}$ flows down along the shelf edge, and the Kuroshio water through the lower layer of $124 \sim 127^{\circ}\text{E}$ did not extend far, and remained mainly near the intrusion

area of the shelf break. The Kuroshio water through the lower layer of $127 \sim 128.5^{\circ}\text{E}$ flowed into the K/T Strait. As a result, the intruded Kuroshio waters across the 200 m isobath line east of 123°E is not shown here, they also did not extend into the central part of ECS.

The seasonal distribution of the tracer (Fig. 4.11) and its extension (Fig. 4.13) show similar patterns to the schematic view of water mass distribution classified by Su *et al.* (1994) using the hydrographic data (Fig. 4.15). Especially, the summer intrusion through the lower layer below 80 m northeast of Taiwan (Fig. 4.13d) supports the distribution of the

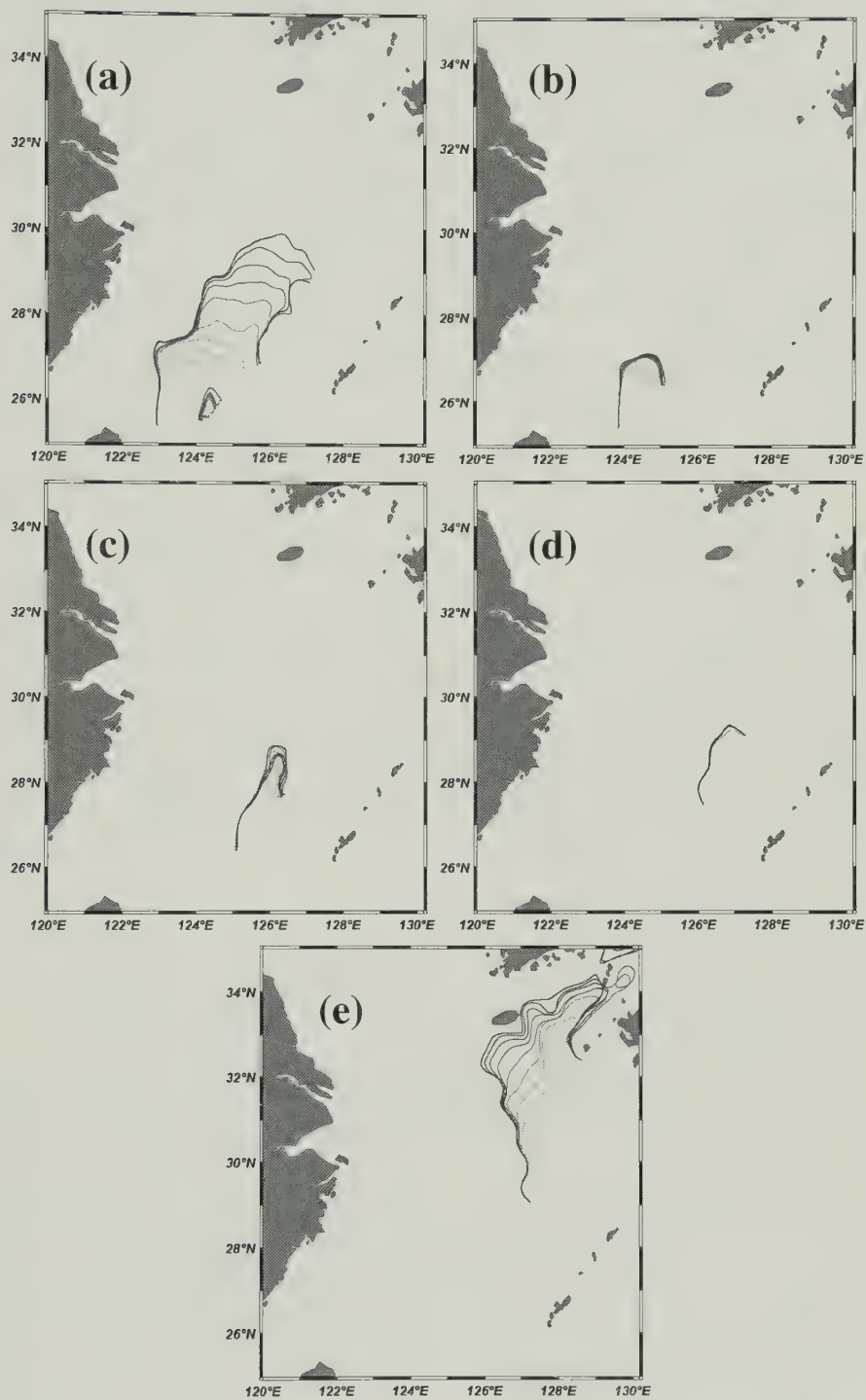


Fig. 4.14 Spatial variability of the intruded tracer (a) through 123°E ~124°E, (b) 124°E ~125°E, (c) 125°E ~126 °E, (d) 126°E ~127°E, and (e) 127°E ~128.5°E at the 200 m isobath line with a time interval of 10 days. The color of the line is darkened with time. (pp.32)

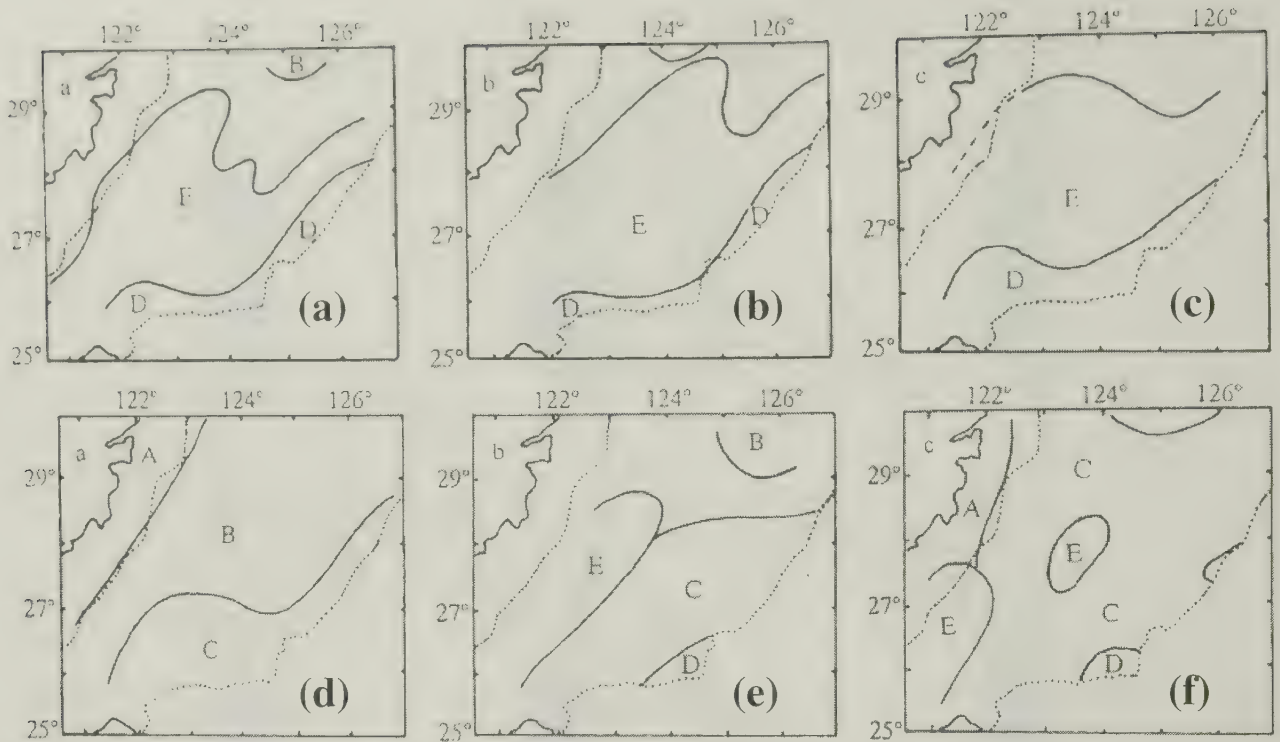


Fig. 4.15 Water mass distributions at the 30 m depth over the ECS shelf for (a) spring of 1988, (b) summer of 1984, and (c) autumn of 1988; Water mass distributions near the bottom of the ECS shelf for (d) winter of 1984/1985, (e) spring of 1988, and (f) summer of 1984. A, Coastal water; B, Winter shelf water; C, Kuroshio subsurface water; D, Kuroshio surface water; E, Taiwan Strait water. (after Su *et al.* 1994) (pp.32)

Kuroshio subsurface water (C in Fig. 4.15f). The observation results reported in Katoh *et al.* (2000) also lead to the existence of a northward current northeast of Taiwan in summer. As shown in Fig. 4.16, the high salinity water (> 34.6 psu) detected by CTD observation can be evidence that the intruded Kuroshio water is distributed below 70 m even at the mouth of the small valley on the western ECS, 28°N and 123°E .

Although there is no current data near the small valley, the observed current data of the southern region, near 27°N and 123°E , show a northward current of about $10\sim 20$ cm/s exists at a depth of 70 m, the upper part of the high salinity water in Fig. 4.16b. If there is a northward current about $10\sim 20$ cm/s from the northeast of Taiwan, it takes $19\sim 38$ days from 25°N to 28°N as a straight line distance, which agrees well with the modeled time scale of one month depicted by Fig. 4.13d. This suggests that the intruded Kuroshio water can have an

influence on the central ECS sufficiently through the lower layer in summer.

4.4.3 Volume transport of the Kuroshio intrusion

In order to specify the Kuroshio intrusion, the quantitative value of the Kuroshio intrusion through the local sections was calculated. Table 4.1 shows the value of the intruded volume transport through $80\sim 200$ m and $0\sim 200$ m, including seasonal variations. The annual average of the Kuroshio intrusion is about 2.62 Sv and the intrusion increased in autumn and in winter, and decreased in spring and summer. However, the ratio of the transport through $80\sim 200$ m to that of $0\sim 200$ m was clearly increased in the summer (66.4 %) compared with the winter value (48.2 %).

In the previous section, it is shown that the intrusion into the central part of ECS mainly occurs through the lower layer of $122\sim 123^{\circ}\text{E}$ in summer. The question arises "How much of the

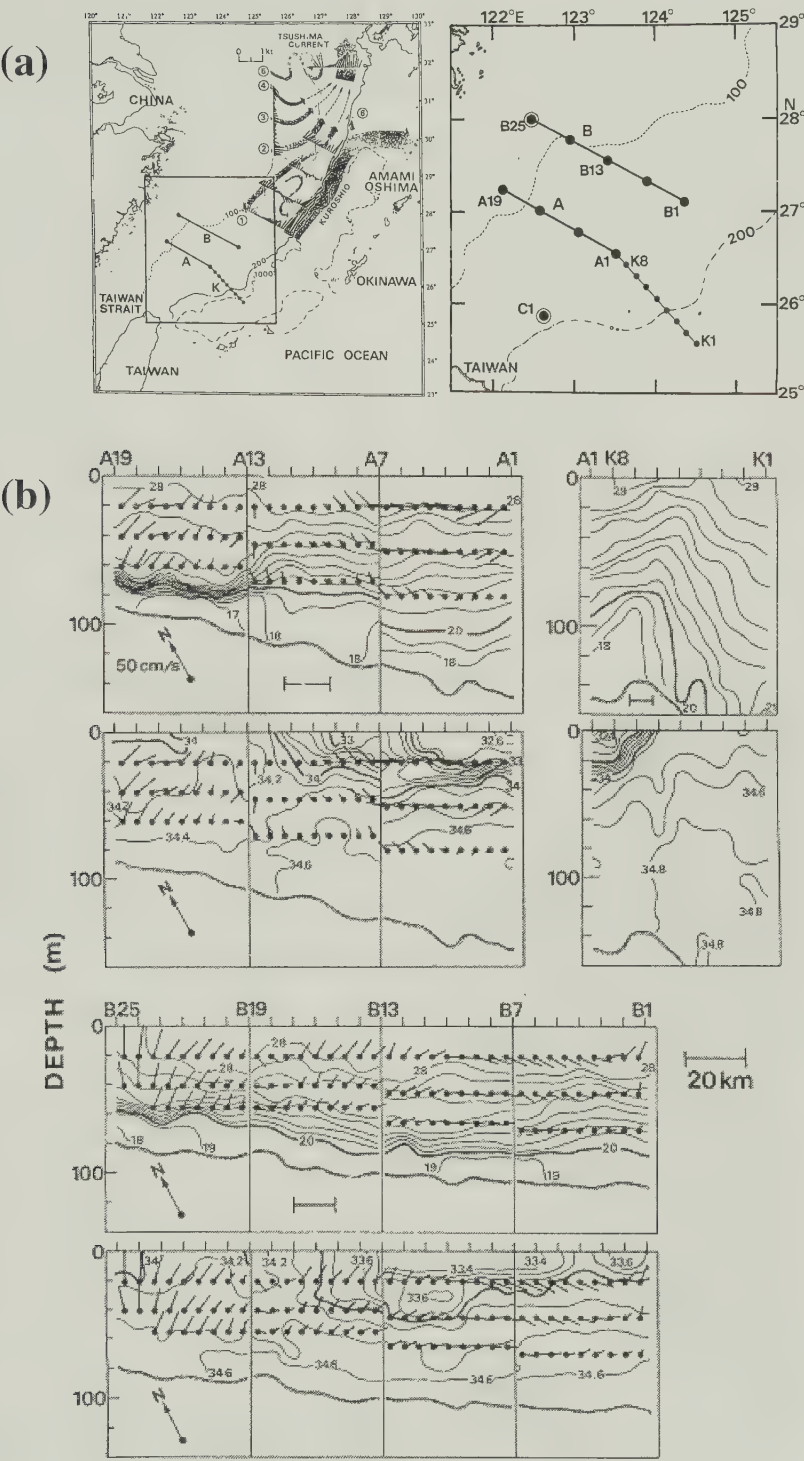


Fig. 4.16 (a) CTD and shipboard ADCP observation lines executed on July 19~30, 1995 (b) vertical distributions of temperature and salinity along transects A, B, and K, together with the diurnally averaged flows from ADCP. (after Katoh *et al.*, 2000) (pp.32)

Table 4.1 Intruded total volume transport through 80~200 m and 0~200 m of the total and local sections for Case. 1, including seasonal variations (Win = winter; Spr = spring, Sum = summer, Aut = autumn). S.A and A.A mean seasonal averaged and annual averaged volume transport, respectively. The volume transport unit is Sv (Sverdrup: 1 Sv = 10 m⁶/sec). "Ratio" denotes the ratio of the volume transport through 80~200 m to that through 0~200 m. (pp.33)

		122 °E ~123 °E				123 °E ~127 °E				127 °E ~128.5 °E				Total			
		Win	Spr	Sum	Aut	Win	Spr	Sum	Aut	Win	Spr	Sum	Aut	Win	Spr	Sum	Aut
80~200	S.A	0.41	0.38	0.45	0.32	0.42	0.67	0.72	0.74	0.49	0.46	0.47	0.48	1.32	1.51	1.64	1.54
[m]	A.A	0.39				0.64				0.48				1.5			
0~200	S.A	1.34	0.94	1.05	1.05	0.54	0.82	0.88	1.08	0.86	0.67	0.54	0.71	2.74	2.43	2.47	2.84
[m]	A.A	1.1				0.83				0.7				2.62			
Ratio	S.A	30.6	40.4	42.9	30.5	77.8	81.7	81.8	68.5	57	68.7	87	67.6	48.2	62.1	66.4	54.2
(%)	A.A	36.1				77.5				70.1				57.7			

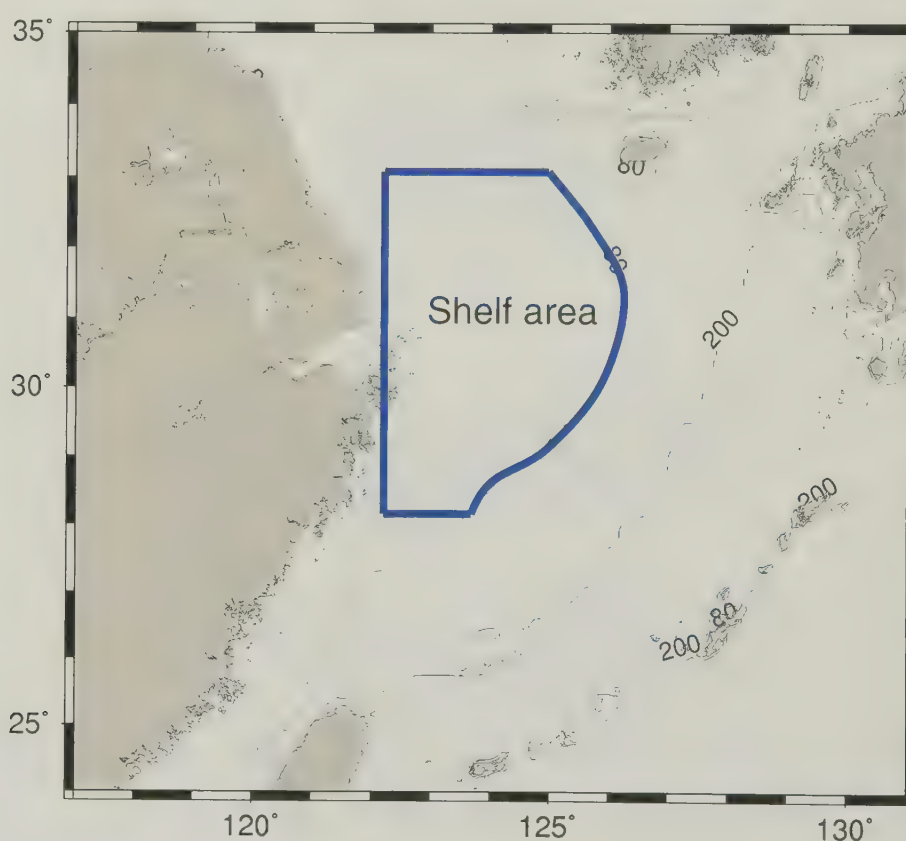


Fig. 4.17 In order to evaluate the volume transport in the central part of ECS, the central part of ECS is defined as the "shelf area". (pp.33)

Kuroshio originated water flows into the central part of ECS?". To evaluate the volume transport in the central part of ECS, the central part of ECS is defined as the "shelf area" (Fig. 4.17). The shelf area in this paper is defined as the area shallower than 80 m south of 33°N, north of 28°N, and east of 122°E. After the previous tracer experiment for one month in summer, in which the tip of the intruded tracer reached the southern edge of the shelf area, the tracer is continuously released at the 200 m isobath line of 122 ~ 123°E for another month. The volume transport of intruded Kuroshio water into the shelf area is calculated by the tracer intruding into the shelf area for one month, with the same method used in the previous section. In this way, the volume transport of the intrusion into the shelf area is calculated for four seasons: 0 Sv for winter, 0.2 Sv for spring, 0.19 Sv for summer, and 0.08 Sv for autumn. This result indicates that the intrusion of Kuroshio water into the shelf area starts in the spring and ends in autumn. The volume transport of the Kuroshio intrusion in summer, 0.19 Sv, is approximately three times the volume transport in summer from the Changjiang River, 0.06 Sv, signifying the intruded Kuroshio water through the lower layer of 122~123°E can transport a great deal of nutrients to the shelf area as well as heat and salt in the summer season.

4.5 Summary

In this Chapter, the intrusion of the Kuroshio onto the ECS shelf was investigated using 3-D numerical model. The model successfully simulated the main current patterns in the ECS: the Kuroshio, the current from the Taiwan Strait, the Tsushima Warm Current. Comparison with the vertical section in the PN line also showed the validation of the model.

After a spin up time of six years, passive tracer experiments were executed using passive tracers which were governed by the same advection-equation that determined the temperature and salinity (Preliminary experiment), or governed only by the advection (Tracer experiment 1). Preliminary experiment, which released tracers at the inflow boundaries, showed that the tracer from the Taiwan Strait and the east of Taiwan were approximately divided into two layers near

the depth of 80 m in summer, and water mass originated from the Kuroshio widely distributed at the lower layer. In order to investigate the main intrusion region from the Kuroshio, and its seasonal behavior, Experiment 1 was carried out, releasing the respective tracers into two vertical and five horizontal sections along the 200 m isobath line. The passive tracer experiment revealed that the main intrusion from the Kuroshio takes place east of Taiwan and west of Kyushu, as reported by previous studies. Because the intruded Kuroshio water at the west of Kyushu flows northward and most of it enters the K/T Strait, it can be concluded that the east of Taiwan (122 ~ 123°E) is the main entrance of the Kuroshio intrusion onto the ECS shelf.

The Kuroshio intrusion east of Taiwan shows large seasonal variation. In winter, the tracer released at both layers (0 ~ 80 m and 80 ~ 200 m) just intrudes up to south of 28°N at the north of Taiwan, while the tracer released at the lower layer intrudes farther northward and flows into the small valley on the western ECS in summer. The Kuroshio intrusion across the 200 m isobath line takes place all year round, but the intrusion into the shelf area shallower than 80 m only starts in spring and ends in autumn.

Chapter 5. Mechanism of the Kuroshio intrusion

5.1 Introduction

The Kuroshio, which flows northward along the eastern coast of Taiwan, collides a steep topography east of Taiwan, and changes its direction as a result of geostrophic adjustment. In this procedure, some of it intrudes into the ECS and gives a considerable effect on the ECS shelf area such as supply of nutrients much greater than the river input, as estimated by Chen and Wang (1999). Northeast of Taiwan, the Kuroshio Edge Exchange Processes (KEEP) project of Taiwan (1989 ~ 2000) has contributed to understanding the Kuroshio intrusion and the current pattern, and some papers related to the project are already reviewed in Chapter 2.

As for the intrusion of the Kuroshio east of Taiwan, some mechanisms are suggested in the previous studies: planetary beta effect and the

existence of Taiwan Island (Qiu and Imasato, 1990), wind effect (Chao, 1990), topography and thermal wind effect of the shelf break upwelling (Chern and Wang, 1990), incidence angle and the depth of shelf-break (Hsueh *et al.*, 1992), increase of potential energy by upwelling (Liu *et al.*, 1992), cooling effect (Chuang and Liang, 1994), geostrophic adjustment of the Kuroshio due to the loss of the steep wall of the Taiwan coast (Su *et al.* 1994).

Since Sarkisyan and Ivanov (1971) introduced the concept of "Joint Effect of Baroclinicity and Relief (JEBAR) term" which is derived from the vertical integration of vorticity equation, it had been regarded as a strong tool for the theoretical and diagnostic interpretation of ocean circulation. Introducing this diagnostic tool, in recent years, Isobe (1999a) and Guo *et al.* (2006) explained the main mechanism of the Kuroshio intrusion northeast of Taiwan by JEBAR term and Ekman term in the vorticity equation of the vertically averaged flow. They considered the JEBAR term as a forcing term to generate the velocity fields. Meanwhile, Mertz and Wright (1992) and Pohlmann (1999) explained the JEBAR term as a correction term rather than a forcing term. Chen (2004) reported that maximum and minimum of the JEBAR distribution on the ECS shelf correlates well with shelf break or strait

where strong currents exist, and emphasized that the JEBAR plays an important role in the depth-averaged vorticity balance along shelf break and strait where the JEBAR is much larger by two orders of magnitude than other vorticity terms, while it plays a minor role in shallow shelf waters.

In this chapter, in a different manner, the mechanisms of the Kuroshio intrusion is investigated by several model case studies and momentum balance analysis.

5.2 Tracer Experiment 2

5.2.1 Effect of tide (Case.1, 2)

Case.1 is a control case, which was executed by the boundary conditions explained in Chapter 2. For Case.2, the same boundary conditions was used but without consideration of the tide effect. The viscosity and diffusivity by tidal motion was not included and a quadratic bottom friction with the bottom drag coefficient of 0.0025 was used in Case.2.

Volume transports of the Kuroshio intrusion for Case.1 and Case.2 are shown in Fig. 5.1. Considering the effect of the M_2 tide, the intrusion from the Kuroshio across the 200 m isobath line was considerably decreased. As shown in Fig. 5.1b and 5.1c, the decrease of the Kuroshio intrusion mainly occurred east of Taiwan ($122 \sim 123^\circ\text{E}$). Fig.

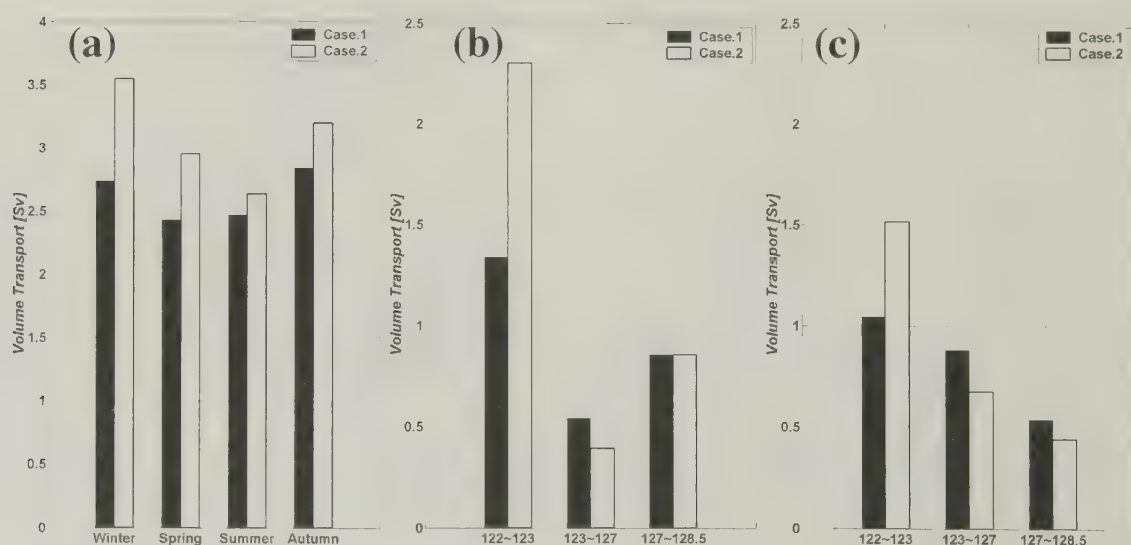


Fig. 5.1 Seasonal variation of the total intruded volume transport through the whole depth of the 200 m line (a), the transport through the local section in winter (b) and in summer (c) for Case.1 and Case.2. (pp.37)

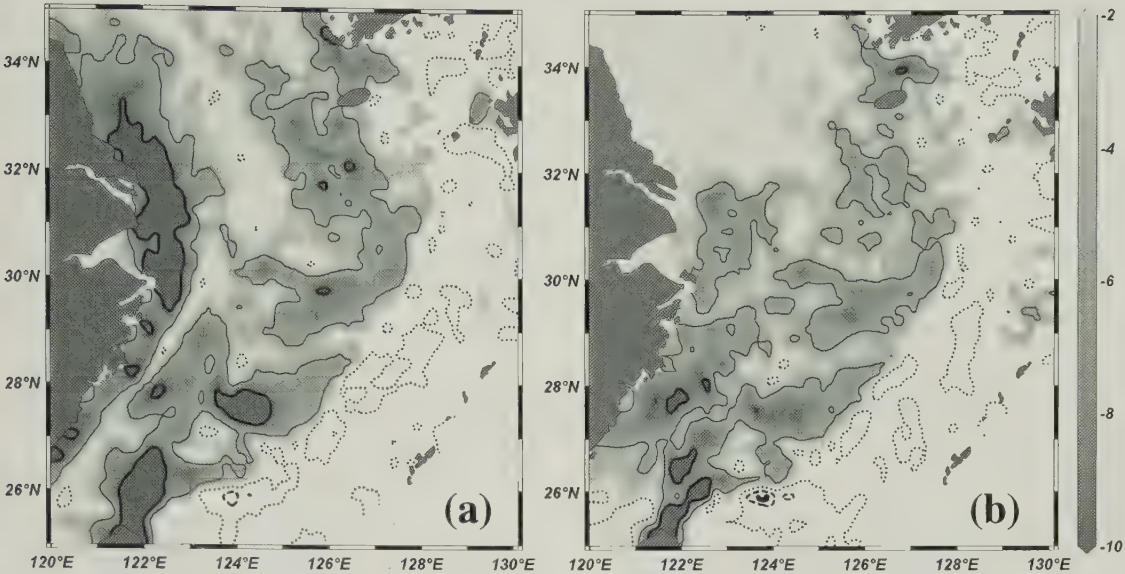


Fig. 5.2 Difference of velocity at the bottom layer (Case.1 minus Case.2): (a) in winter, (b) in summer. The unit is [cm/s] and the negative value indicates that bottom velocity at which Case.1 is smaller than that of Case.2. The thick solid line represents a contour of -10 cm/s, the thin solid line -5 cm/s, the dotted line 0 cm/s, and the thick dashed line 5 cm/s. (pp.37)

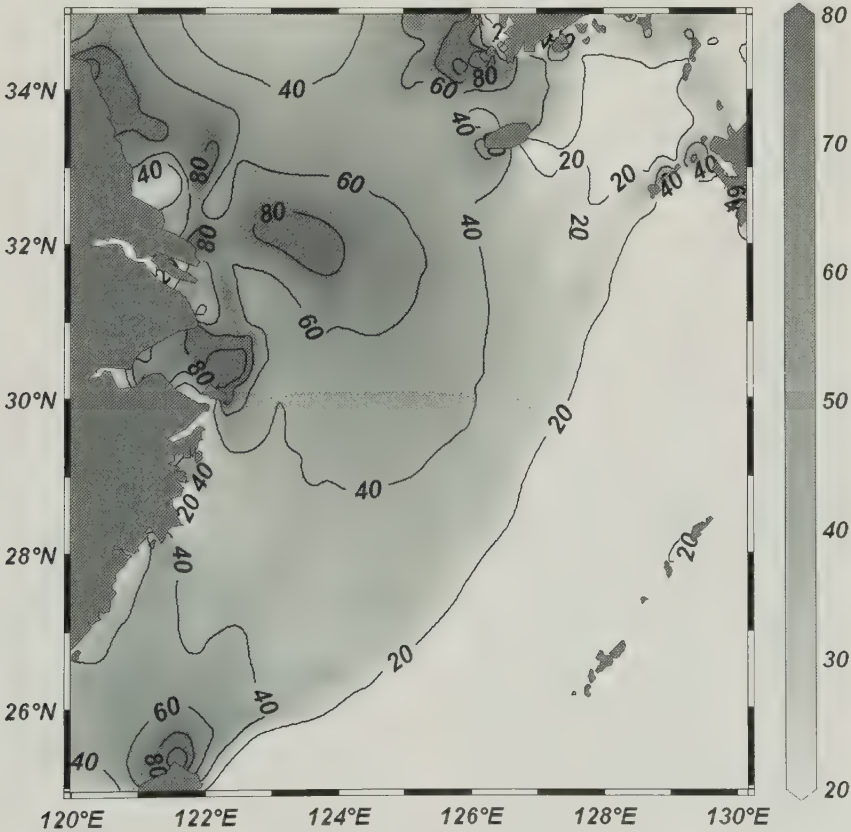


Fig. 5.3 Amplitude of the M_2 tidal current calculated by the NAO.99Jb model (Matsumoto *et al.*, 2000) (pp.37)

5.2 shows the difference of velocity in the bottom layer between Case.1 and Case.2. The velocity near the bottom mainly decreased on the shelf region, and the decreased velocity amounts to ~ 10 cm/s northeast of Taiwan. The strong M_2 tidal current east of Taiwan (Fig. 5.3) intensified the vertical viscosity, vertical diffusivity, and the bottom friction.

On the other hand, at the central part of the shelf break, $123 \sim 127^\circ\text{E}$, the intrusion increased slightly in Case.1. This is due to the velocity of the M_2 tidal current near the shelf break at $123 \sim 127^\circ\text{E}$ which is smaller than the background current using the quadratic bottom friction in Case.2.

As for the intrusion into the shelf region in Case.2, the volume transport of the intrusion into the shelf area was calculated for four seasons: 0 Sv for winter, 0.24 Sv for spring, 0.21 Sv for summer, and 0.09 Sv for autumn. Although slightly larger than Case.1, these values are not very different compared with the estimated transports in Case.1. The reason is explained in the section 5.3.2.

5.2.2 Effect of transport from the Taiwan Strait (Case.3, 4, 5, 6)

Volume transport from the Taiwan Strait has been disputed by many researchers. In this study, the result of Wang *et al.* (2003) was adopted: the maximum transport (2.7 Sv) in July and the minimum (0.9 Sv) in January. To investigate the effect of transport from the Taiwan Strait, four cases (Case.3, 4, 5, 6) were compared. Based on the boundary conditions of the control case (Case.1), Case.3, 4 increased the volume transport from the Taiwan Strait by as much as 0.7 Sv, while, Case.5, 6 decreased 0.7 Sv through the whole year. The variation components of each transport were maintained, and the average transport was increased (or decreased). The inflow transport from the east of Taiwan had the same value for all cases.

Case.3 (Case.5) set the increased (decreased) transport to flow out through the K/T Strait, and Case.4 (Case.6) set the increased (decreased) transport to flow out through the Tokara Strait, respectively. Fig. 5.4 shows the transport through the Taiwan Strait, the K/T Strait, and the Tokara Strait for each case.

It is obvious that the inflow through the Taiwan

Strait causes outflow through the K/T Strait or the Tokara Strait. However, it is not yet clear how much the increased or decreased transport from the Taiwan Strait affects the K/T Strait or the Tokara Strait. We assumed four extreme cases in which the increased transport totally affects the K/T Strait (Case.3) or the Tokara Strait (Case.4), and the decreased transport totally affects the K/T Strait (Case.5) or the Tokara Strait (Case.6). The difference in transport from the Taiwan Strait between Case.3, 4 and Case.5, 6 is 1.4 Sv, however, as shown in Fig. 5.5 (a), the difference of the intrusion from the Kuroshio region is smaller than that, especially in summer. This result shows that the intrusion from the Kuroshio is not totally controlled by the net transport between the Taiwan Strait and K/T Strait, leading to conclude that the evaluation of the intruded transport from the Kuroshio is important to understand the nutrient supply from the Kuroshio into the ECS.

In spite of the large transport difference from the Taiwan Strait, the intrusion below 80 m did not change greatly except during winter. This proves the transport from the Taiwan Strait mainly affects the intrusion only from the upper layer of the Kuroshio region, except during winter.

5.2.3 Effect of transport from east of Taiwan (Case.7, 8)

Lee *et al.* (2001) suggested that the seasonal cycle of the Kuroshio transport east of Taiwan is controlled by a combination of local along-channel wind forcing and Sverdrup forcing over the Philippine Sea. As a control case (Case.1), the result of Lee *et al.* (2001), which has seasonal variations of the transport of 24 Sv in summer and a minimum transport of 20 Sv in fall, was adopted for the volume transport east of Taiwan. And, in order to clarify the effect of the transport variation of the Kuroshio, two cases (Case.7, 8) were compared. On the basis of the volume transport for Case.1, Case.7 (Case.8) increased (decreased) the volume transport from east of Taiwan by as much as 1.6 Sv. The inflow transports from the Taiwan Strait for Case.7 and Case.8 were the same as Case.1, and the outflow volume transport through the Tokara Strait increased (decreased) as much as the increased

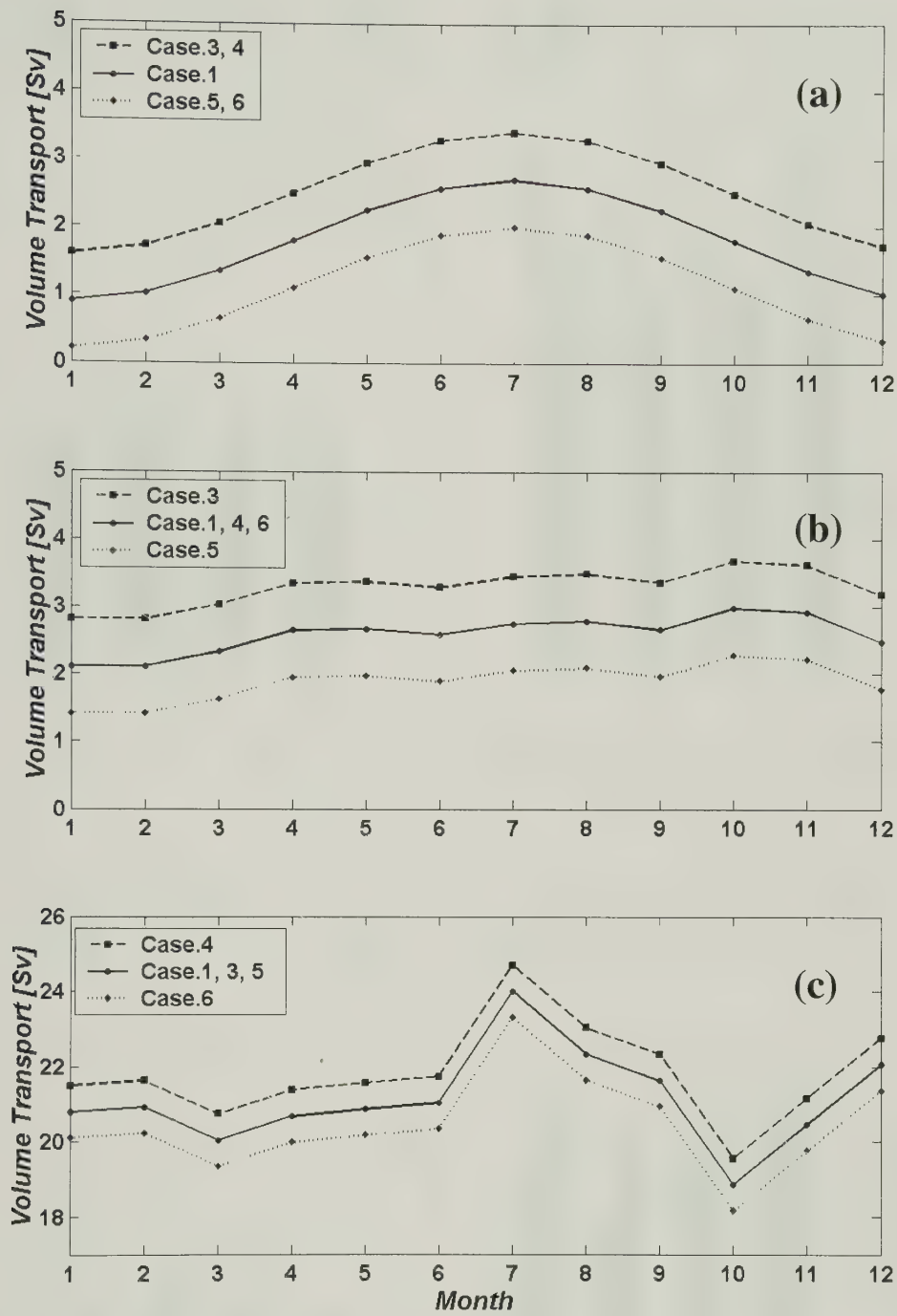


Fig. 5.4 Monthly value of each volume transport through (a) the Taiwan Strait, (b) the K/T Strait, and (c) the Tokara Strait for Case.1, 3, 4, 5, 6 (pp.38)

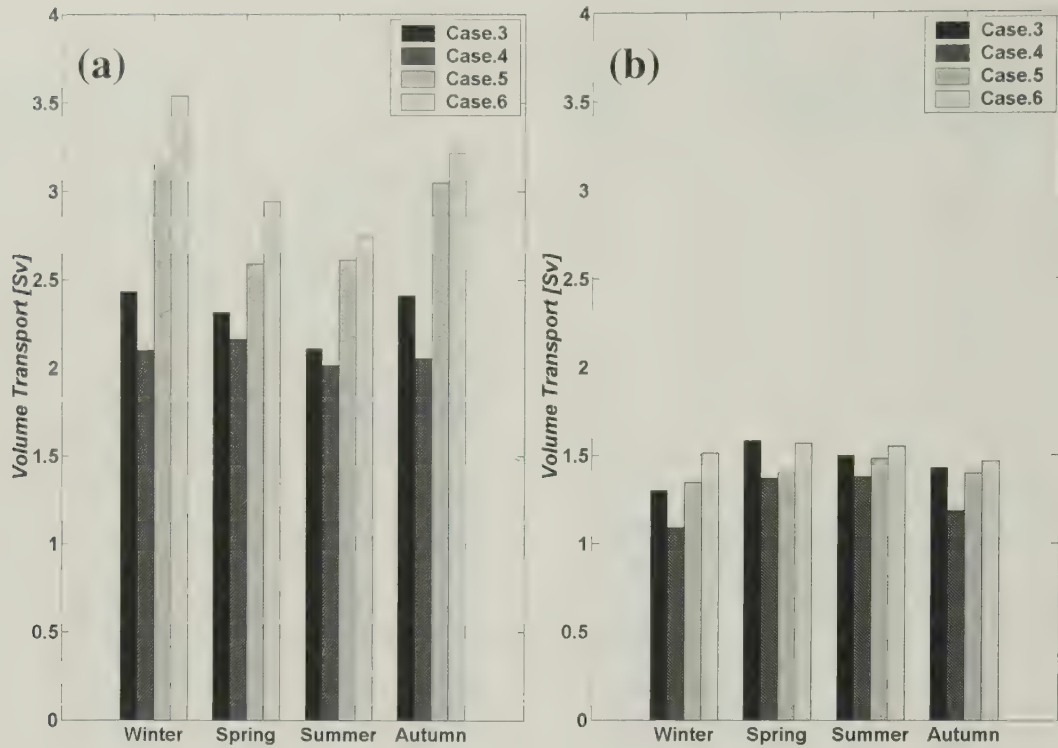


Fig. 5.5 Seasonal variation of the total intruded volume transport through the whole depth of the 200 m line (a), and through 80~200 m (b) for Case.3, 4, 5, 6 (pp.39)

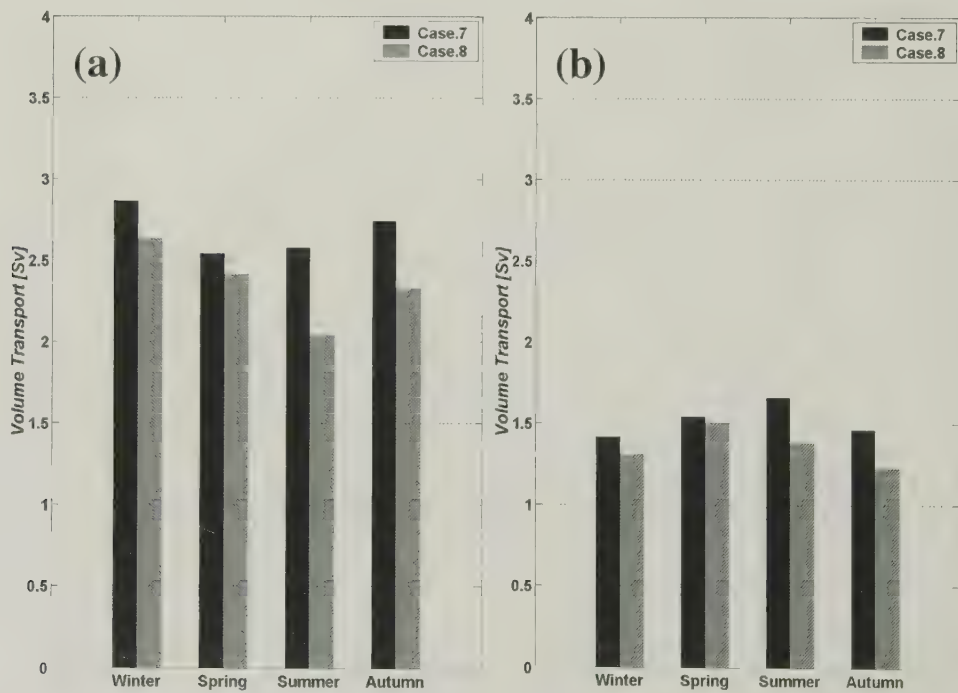


Fig. 5.6 Seasonal variation of the total intruded volume transport through the whole depth of the 200 m line (a), and through 80~200 m (b) for Case.7, 8 (pp.39)

(decreased) volume transport from east of Taiwan.

Fig. 5.6 shows the volume transport of the Kuroshio intrusion through 0 ~ 200 m and 80 ~ 200 m for each case. When the transport from east of Taiwan was increased, the intrusion from the Kuroshio also increased. With the inflow difference of 3.2 Sv from east of Taiwan for Case.7 and Case.8, the Kuroshio intrusion changed ~10% of the inflow difference (~0.4 Sv on an average).

5.3 Momentum balance analysis

5.3.1 Description of the experiment

The model produces dynamically balanced results, so that it can be used to examine the terms that make up the individual components of the momentum equation. These terms control the momentum balance and, hence, account for spatial and temporal variations of the current field. This section deals with the momentum balance by comparing both cases including and excluding the tide effect (Case.1 and Case.2) of the seventh year, i.e. the first year after a spin up time of six years. The temporal variations of each component in the momentum equations are investigated along the line of 122.58°E from 25°N to 29.5°N, which represented the dominant seasonal variations of the Kuroshio intrusion pattern as shown in the previous Chapter (Fig. 4.12). Each component of the momentum equation was daily averaged for a year after a spin up time of six years. The components are explained by acronyms in the momentum equations on the Cartesian form.

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} = & - \underbrace{\left(u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} \right)}_{\text{SHADU}} - \underbrace{w \frac{\partial u}{\partial z}}_{\text{SWU}} + \underbrace{fv}_{\text{USCO}} - \underbrace{\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p'}{\partial x}}_{\text{PSX}} - \underbrace{g \frac{\partial \eta}{\partial x}}_{\text{PNX}} \\ & + \underbrace{A_h \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right)}_{\text{USDIF}} + \underbrace{A_z \left(\frac{\partial^2 u}{\partial z^2} \right)}_{\text{WDIFU}} \end{aligned} \quad (5.1)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial v}{\partial t} = & - \underbrace{\left(u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} \right)}_{\text{SHADV}} - \underbrace{w \frac{\partial v}{\partial z}}_{\text{SWV}} - \underbrace{fu}_{\text{VSCO}} - \underbrace{\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p'}{\partial y}}_{\text{PSY}} - \underbrace{g \frac{\partial \eta}{\partial y}}_{\text{PNY}} \\ & + \underbrace{A_h \left(\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} \right)}_{\text{VSDIF}} + \underbrace{A_z \left(\frac{\partial^2 v}{\partial z^2} \right)}_{\text{WDIFV}} \end{aligned} \quad (5.2)$$

This equation states that current accelerations are driven by the balance between horizontal advection (SHADU, SHADV), vertical advection (SWU, SWV), Coriolis force (USCO, VSCO), pressure gradient force by density field (PSX, PSY), pressure gradient force by surface elevation (PNX, PNY), horizontal friction (USDIF, VSDIF), and vertical friction (WDIFU, WDIFV). In addition, the term “GEOX” and “GEOY” are used to distinguish from the ageostrophic components.

$$\text{GEOX} = \text{PNX} + \text{PSX} + \text{USCO} \quad (5.3)$$

$$\text{GEOY} = \text{PNY} + \text{PSY} + \text{VSCO} \quad (5.4)$$

Based on the component analysis, the mechanisms of the Kuroshio intrusion are analyzed.

5.3.2 Momentum balance analysis

A horizontal line for momentum balance analysis along 122.58°E is represented by thick solid line in Fig. 5.7. Fig. 5.8 to 5.11 show the temporal variations of the daily averaged momentum terms at the depth of 2.5, 22.5, 45, and 85 m, respectively. X-axis indicated the time in days, and y-axis is the latitude. The shading and contour lines are presented in units of m/s². The figures shows that the most dominant terms are pressure gradient by surface elevation and Coriolis terms, which are mainly balancing in both x and y momentum equations (zonal and meridional directions of momentum equation). In addition, dominant seasonal variations are seen south of 26°N and from 27°N to 29°N. The maximum or minimum values of the pressure gradient terms appeared near the 200 days, i.e., July, when the volume transport from the Taiwan Strait reaches the maximum value.

For easy understanding, the values of respective terms in summer (thick solid line) and in winter (thin solid line) are presented on the same scale from Fig. 5.12 to Fig. 5.15 for the depth of 2.5,



Fig. 5.7 A line and three points for momentum balance analysis along 122.5°E. (pp.41)

22.5, 45, and 85 m, respectively. The horizontal axis denotes latitude and the vertical axis magnitude of terms in units of m/s^2 . East of Taiwan near 25°N, the Kuroshio flows northward balancing negative pressure gradient term by surface elevation (PNX) and positive Coriolis terms (USCO) in the x-momentum equation (zonal direction), which means inflow of a geostrophic current into the ECS. Large values of PNX and USCO also appear north of 27°N in summer. In the y-momentum equation (meridional direction), the large positive value of pressure gradient term (PNY) appears around 25~26°N in all year round and 28°N just in summer.

These figures indicates that the momentum balance along 122.58°E northeast of Taiwan was highly dominated by a geostrophic balance between

the pressure gradient by surface elevation (PNX, PNY) and the Coriolis terms (USCO, VSCO). Momentum balance analysis at three points in Fig. 5.7 (point A, B, C) show clearer signs on the behavior of the Kuroshio. Point A is the place where the Kuroshio is forced to turn eastward by curved topography (Fig. 5.16a), point B some of the Kuroshio upwells over the steep topography (Fig. 5.16b), and point C the Kuroshio water intrudes onto the shelf area north of 28°N in the summer season (Fig. 5.16c). The magnitude of ageostrophic components (GEOX, GEOY) are mainly balanced with the vertical friction term induced by the wind stress at the surface layer (2.5 m depth) of all points. However, other momentum components become significant at respective places, i.e., point

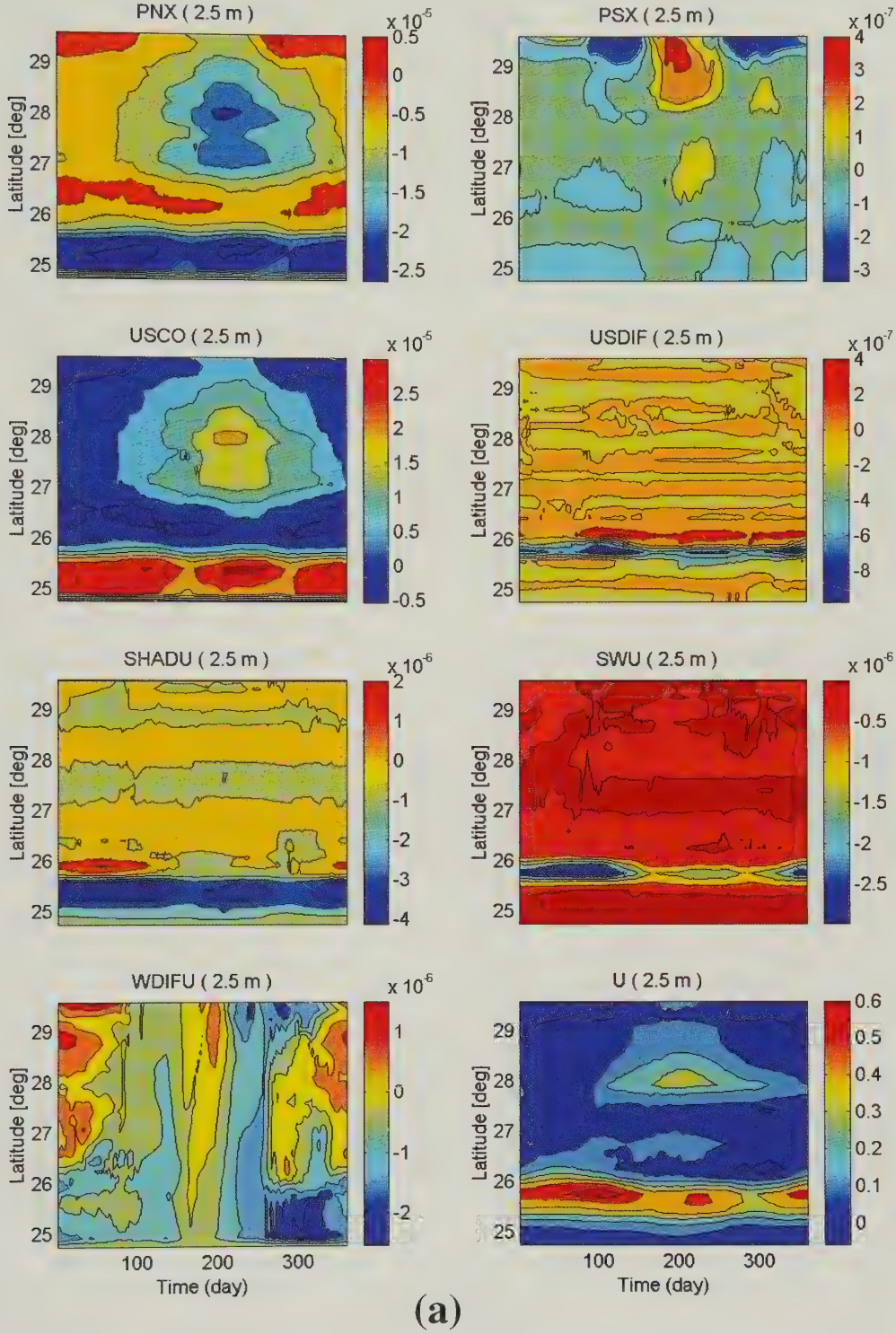
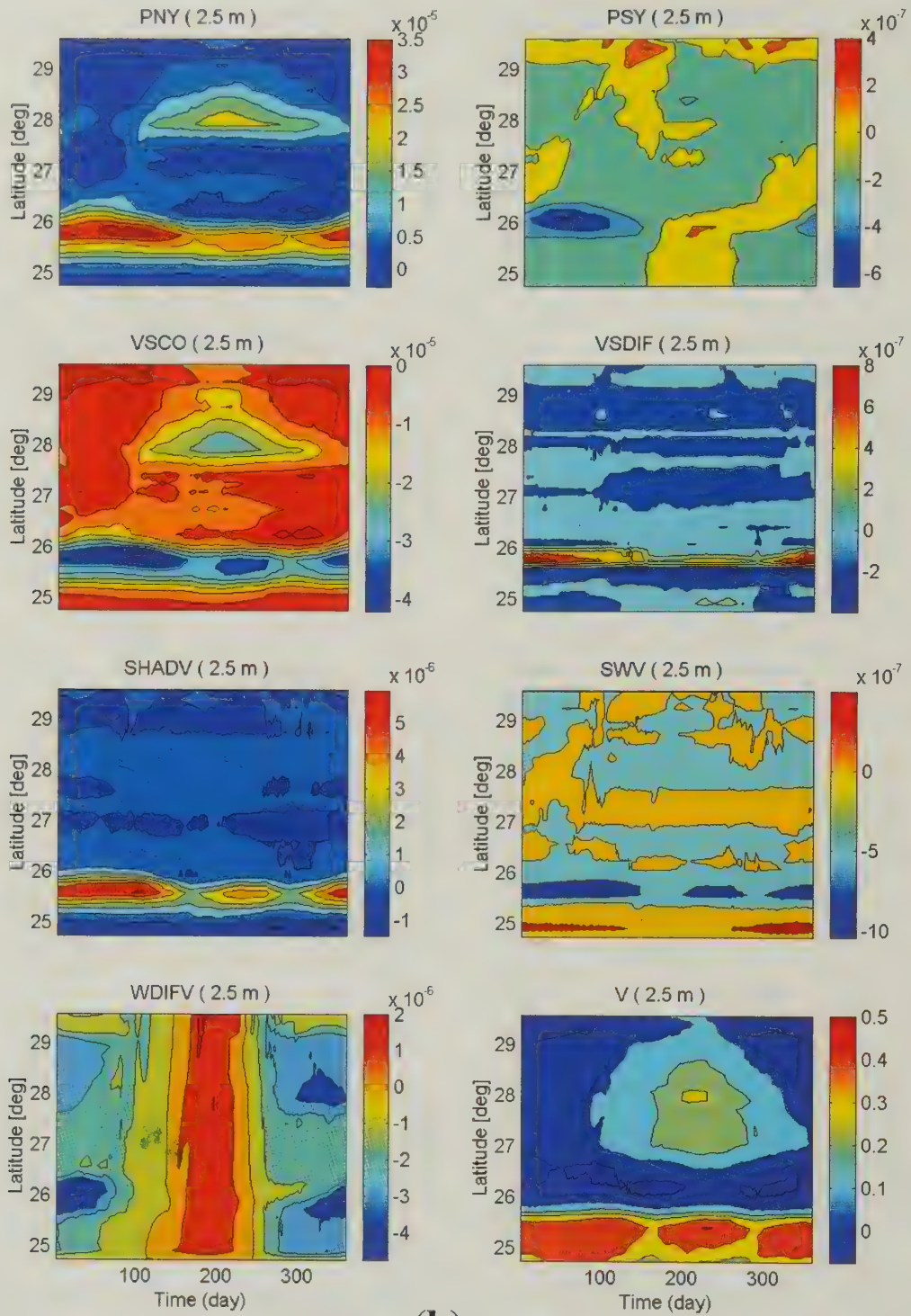


Fig. 5.8 Momentum components (units: m/s^2) and velocity (units: m/s) along 122.58°E at 2.5 m depth (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)



(b)

Fig. 5.8 (Continued)

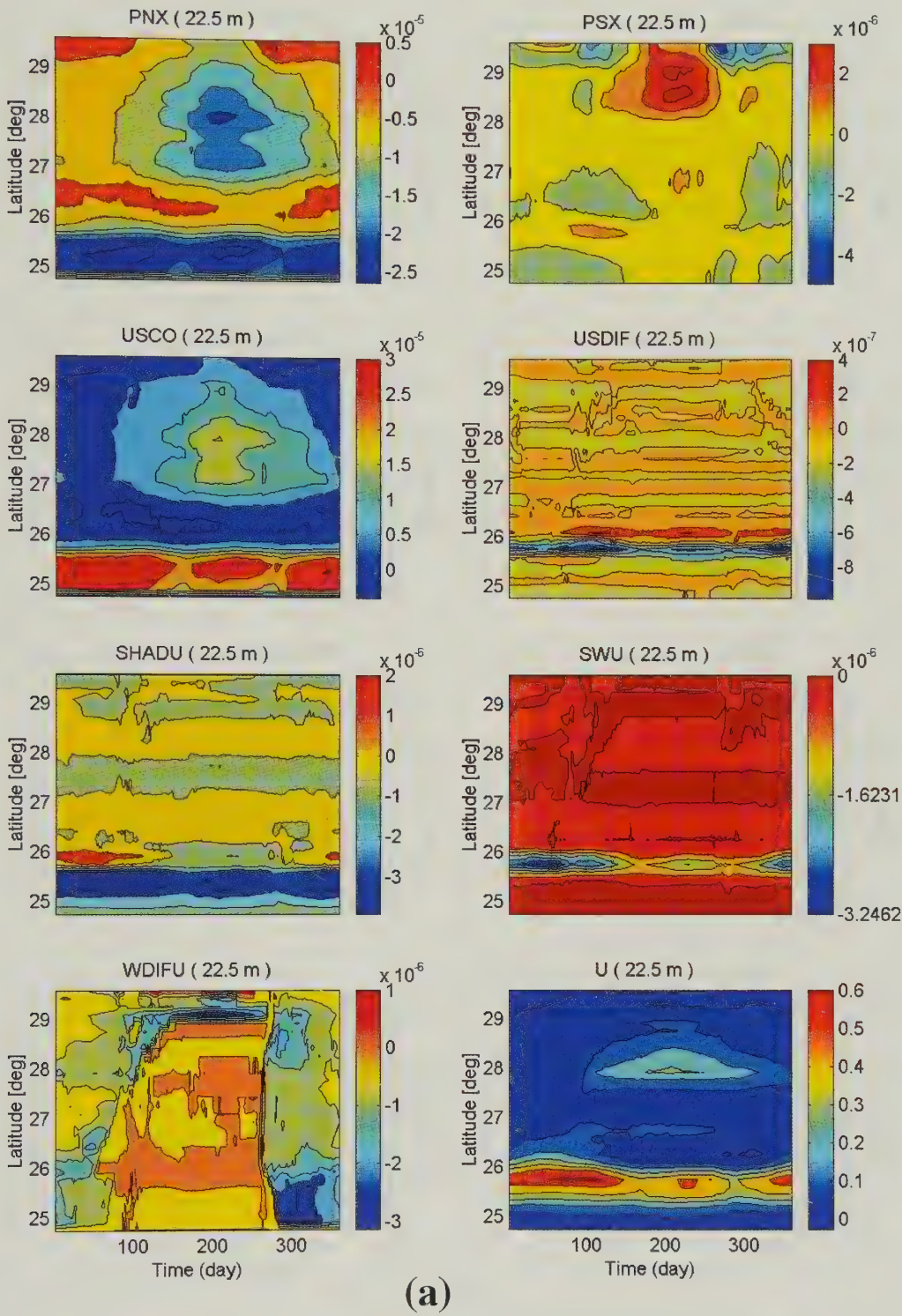


Fig. 5.9 Momentum components (units: m/s^2) and velocity (units: m/s) along 122.58°E at 22.5 m depth (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

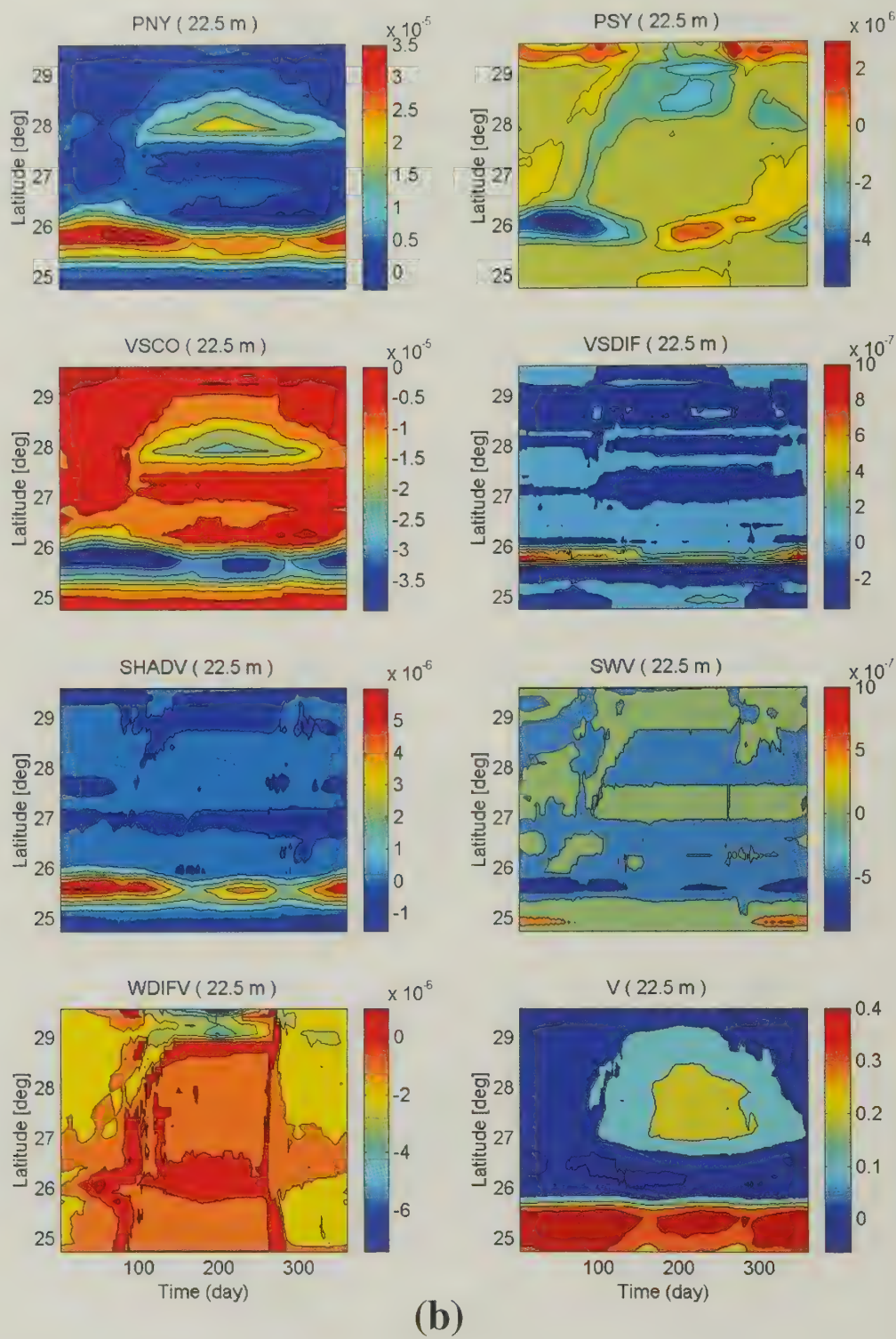


Fig. 5.9 (Continued)

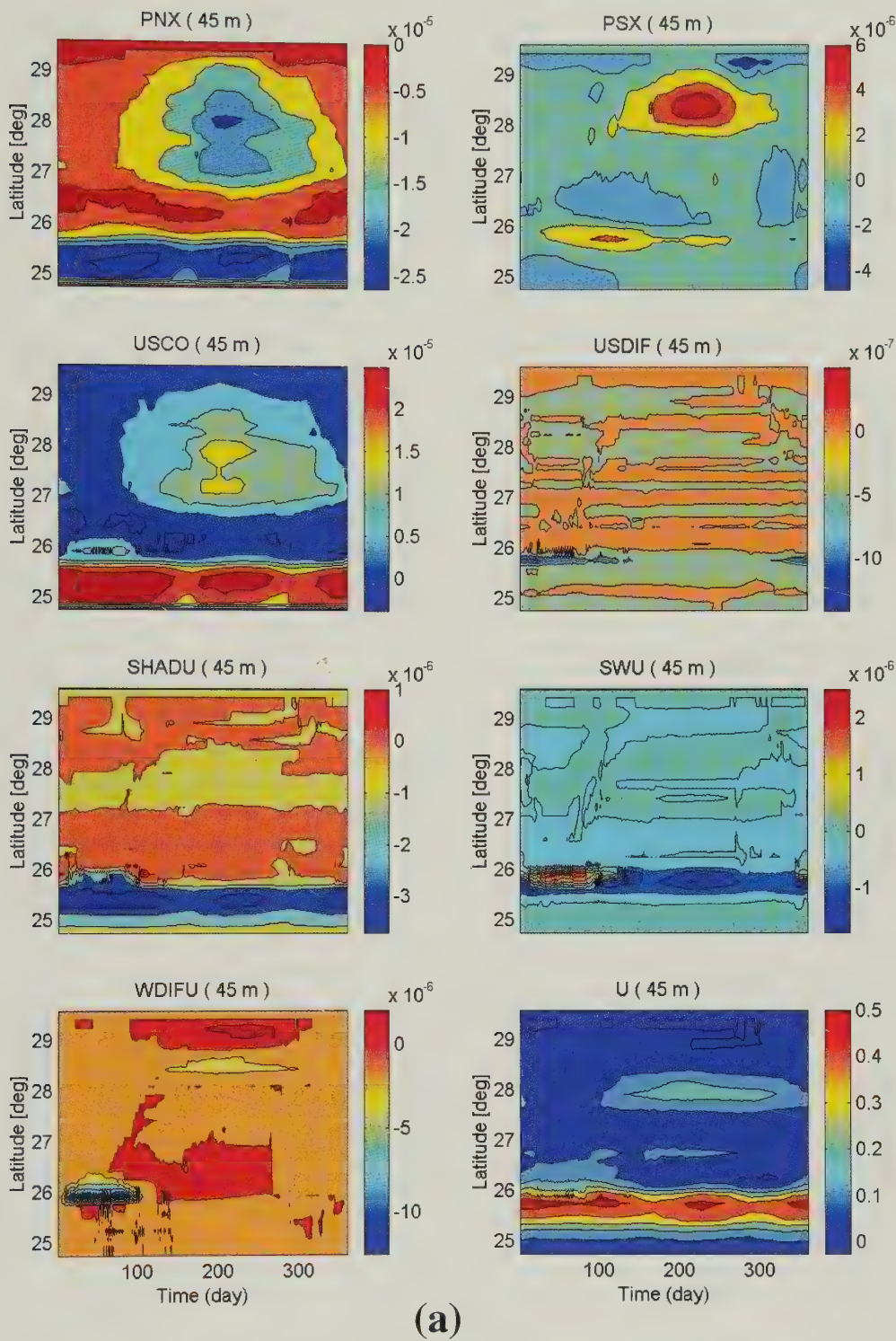


Fig. 5.10 Momentum components (units: m/s^2) and velocity (units: m/s) along 122.58°E at 45 m depth (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

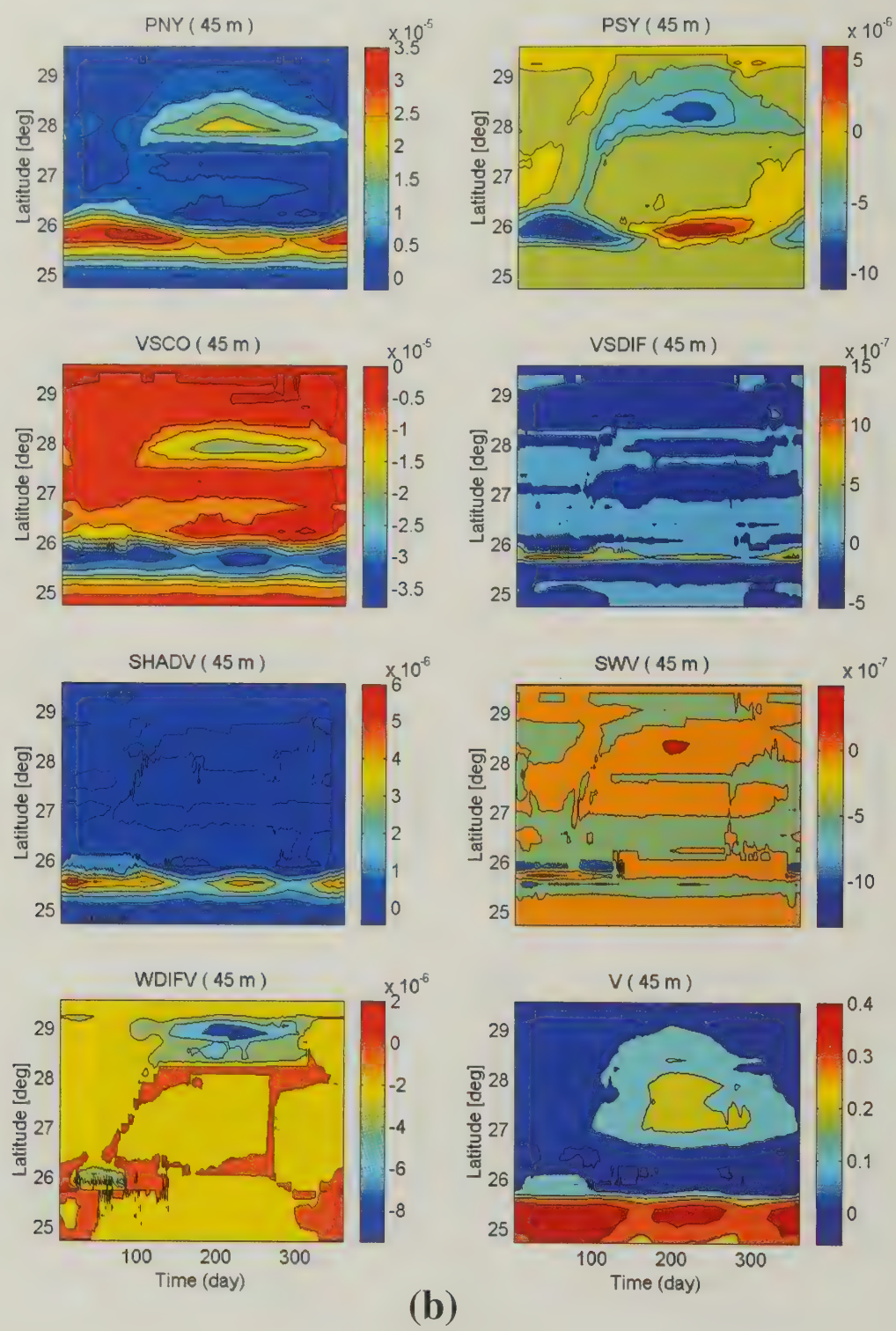


Fig. 5.10 (Continued)

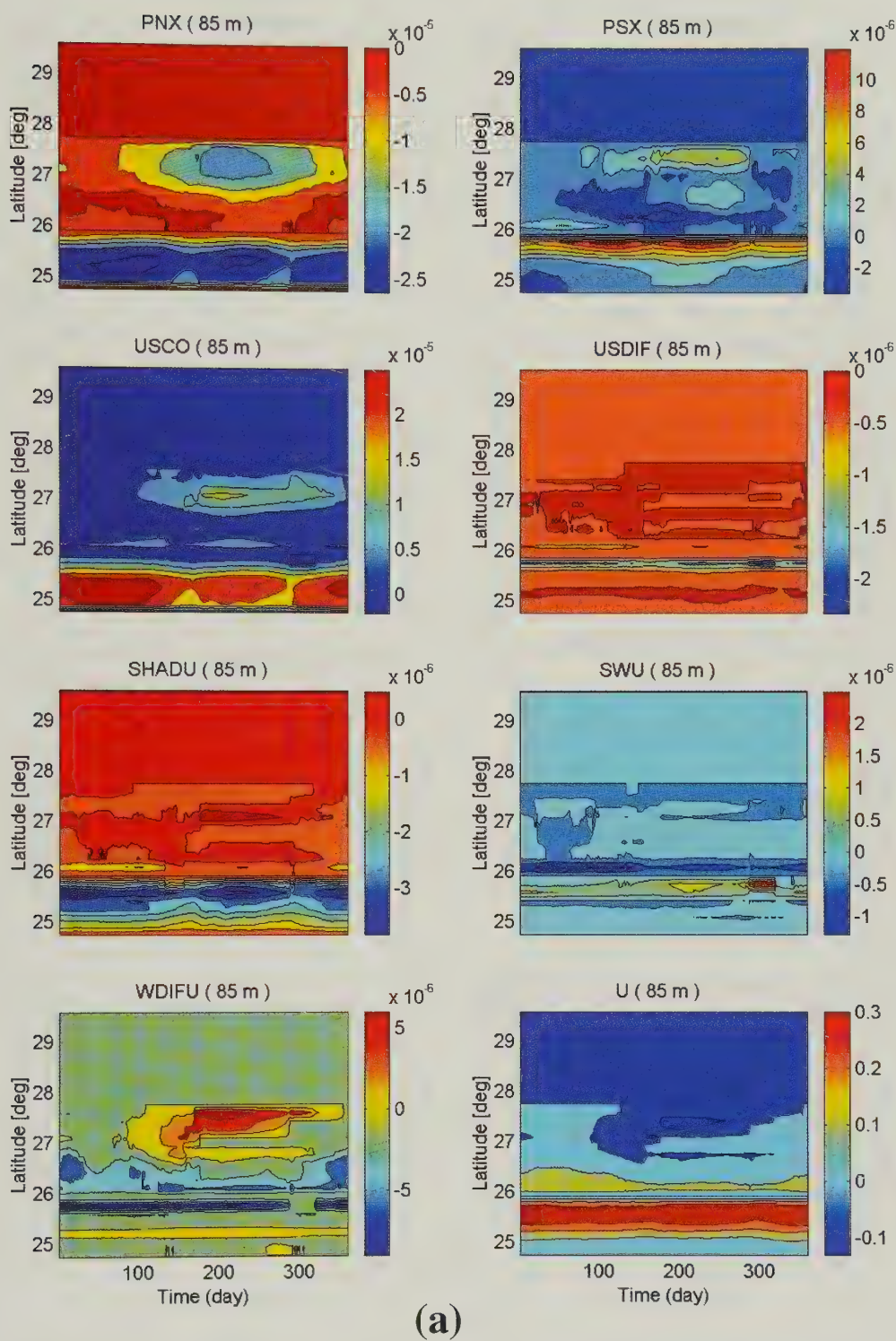


Fig. 5.11 Momentum components (units: m/s²) and velocity (units: m/s) along 122.58°E at 85 m depth (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

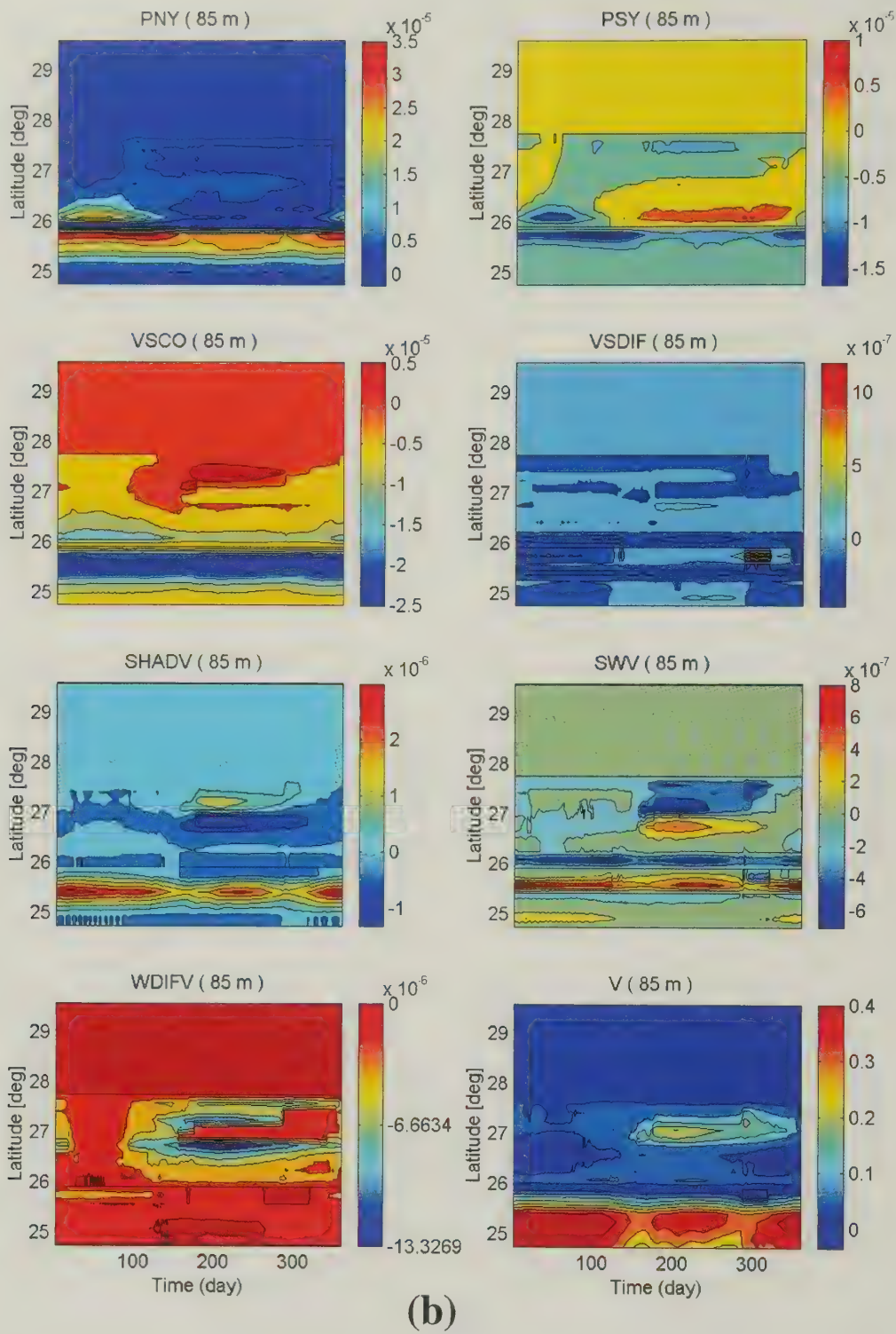


Fig. 5.11 (Continued)

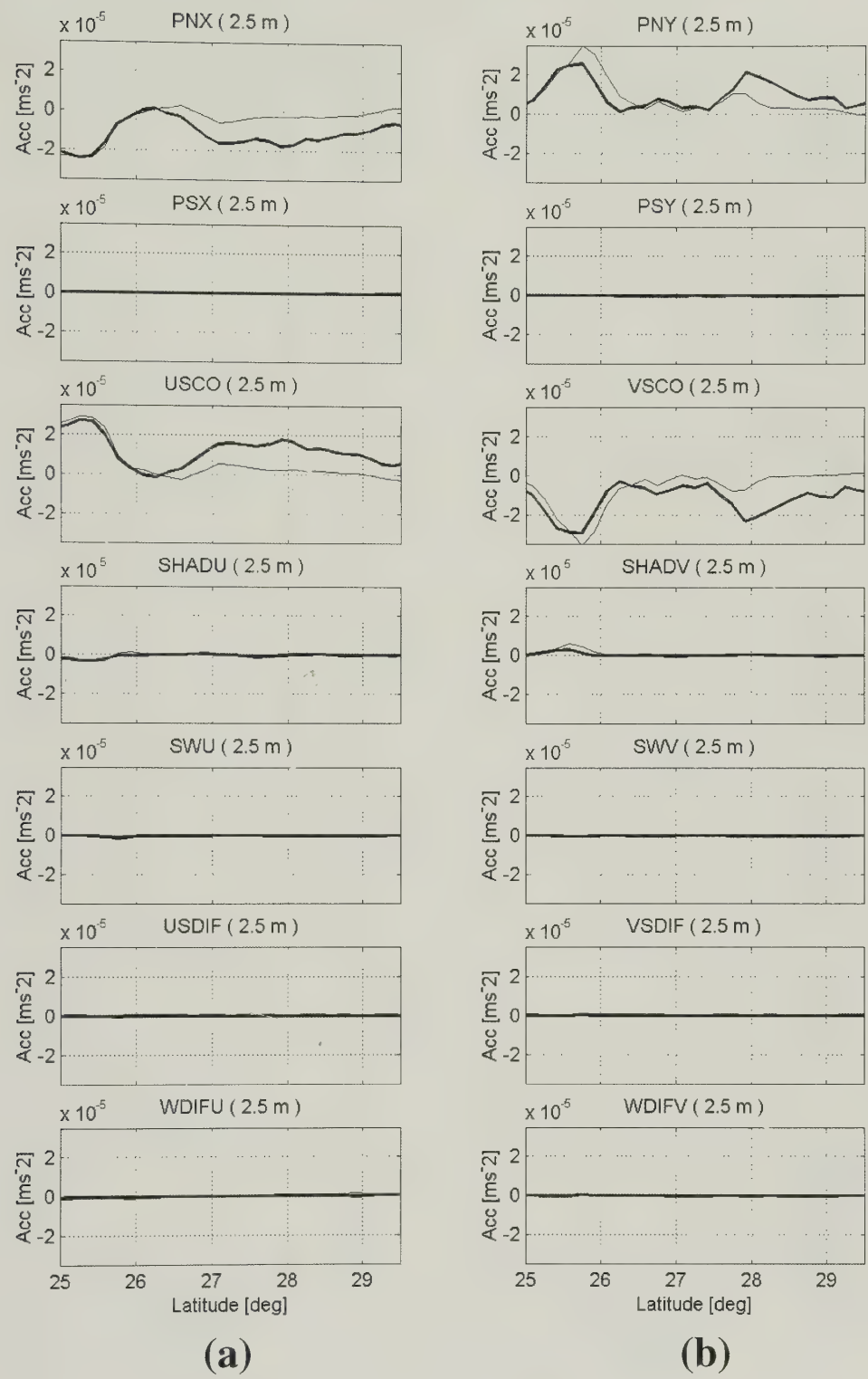


Fig. 5.12 Momentum components along 122.58°E at 2.5 m depth in summer (thick solid line) and winter (thin solid line) (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

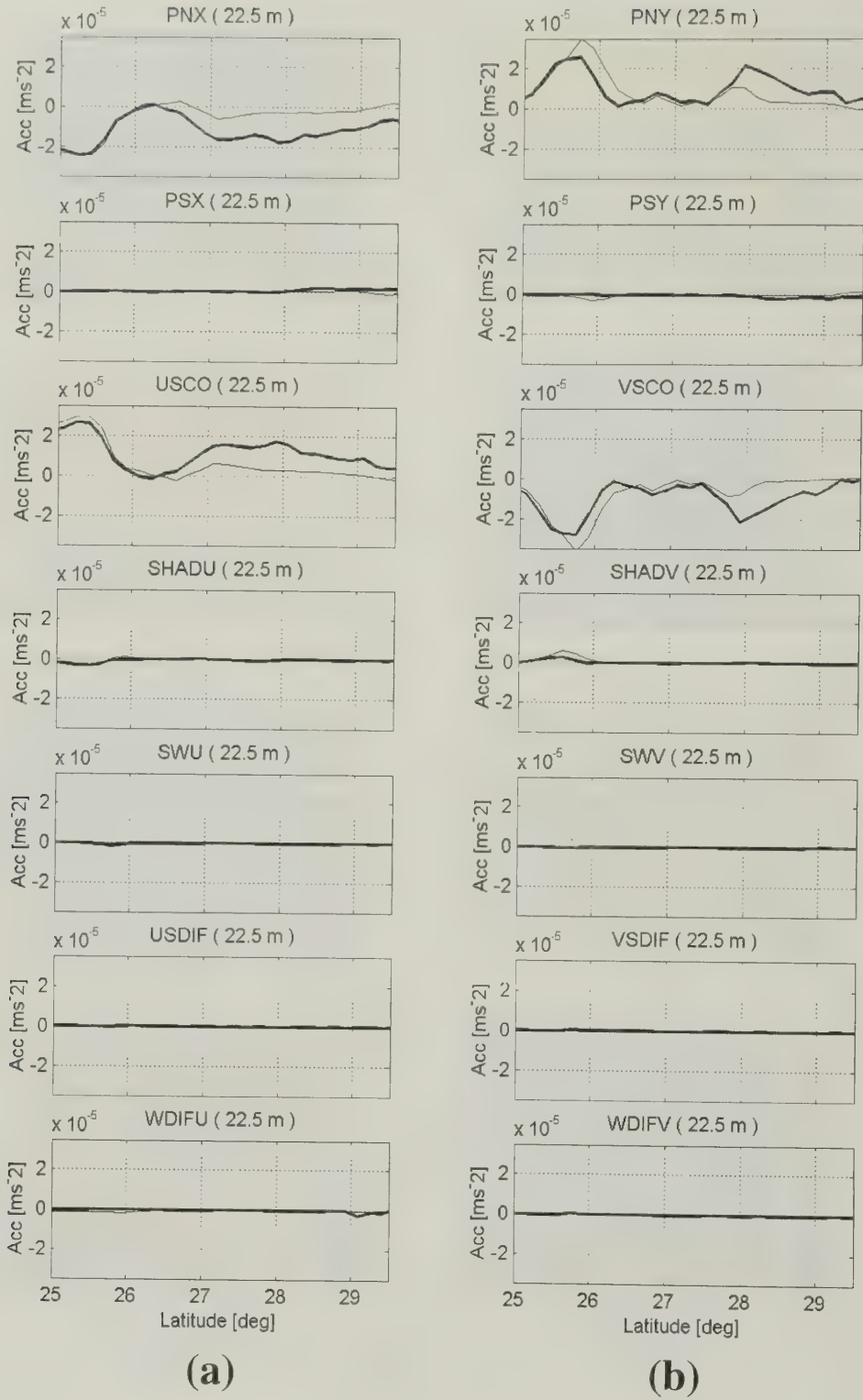


Fig. 5.13 Momentum components along 122.58° E at 22.5 m depth in summer (thick solid line) and winter (thin solid line) (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

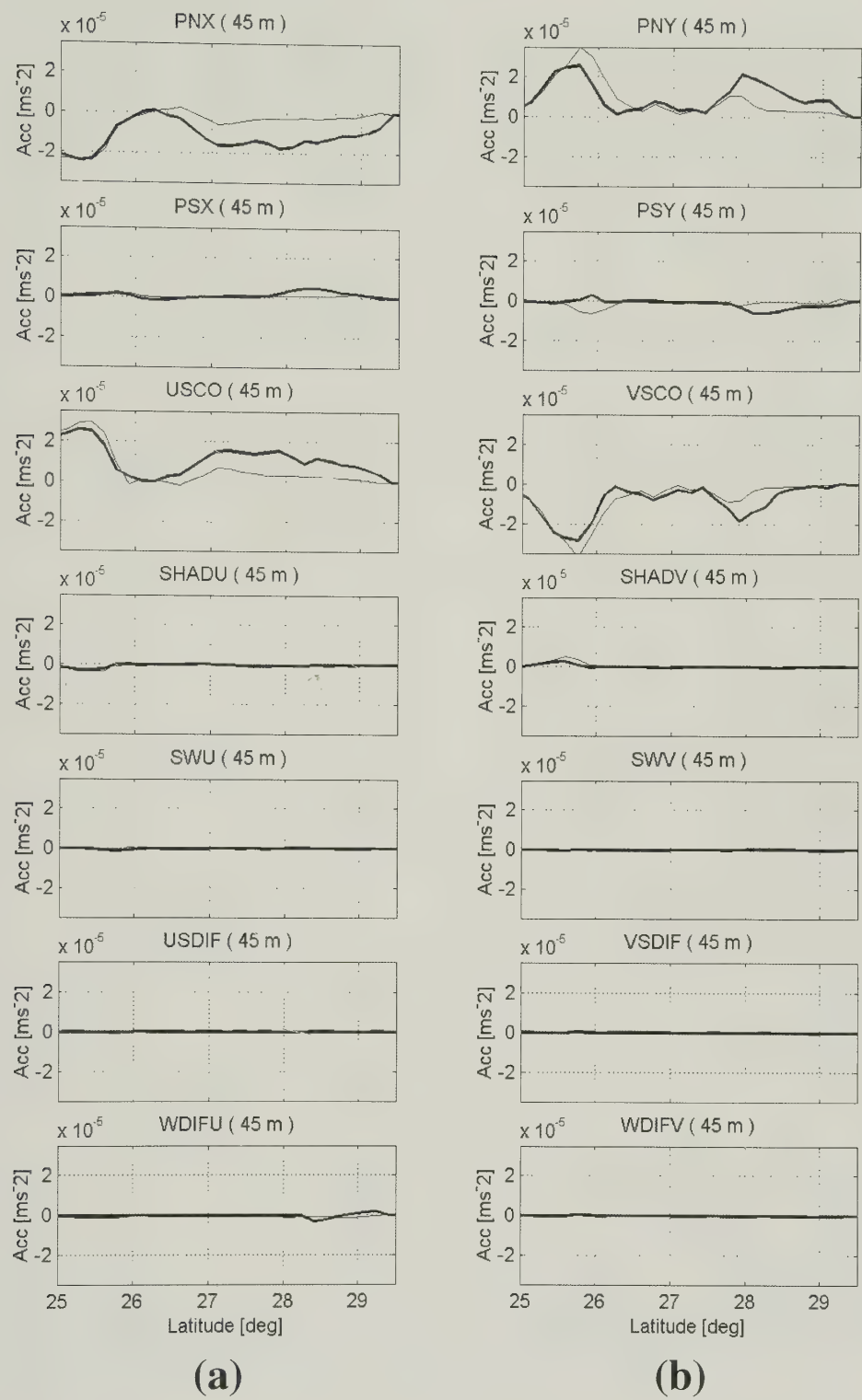


Fig. 5.14 Momentum components along 122.58°E at 45 m depth in summer (thick solid line) and winter (thin solid line) (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. p (p.41)

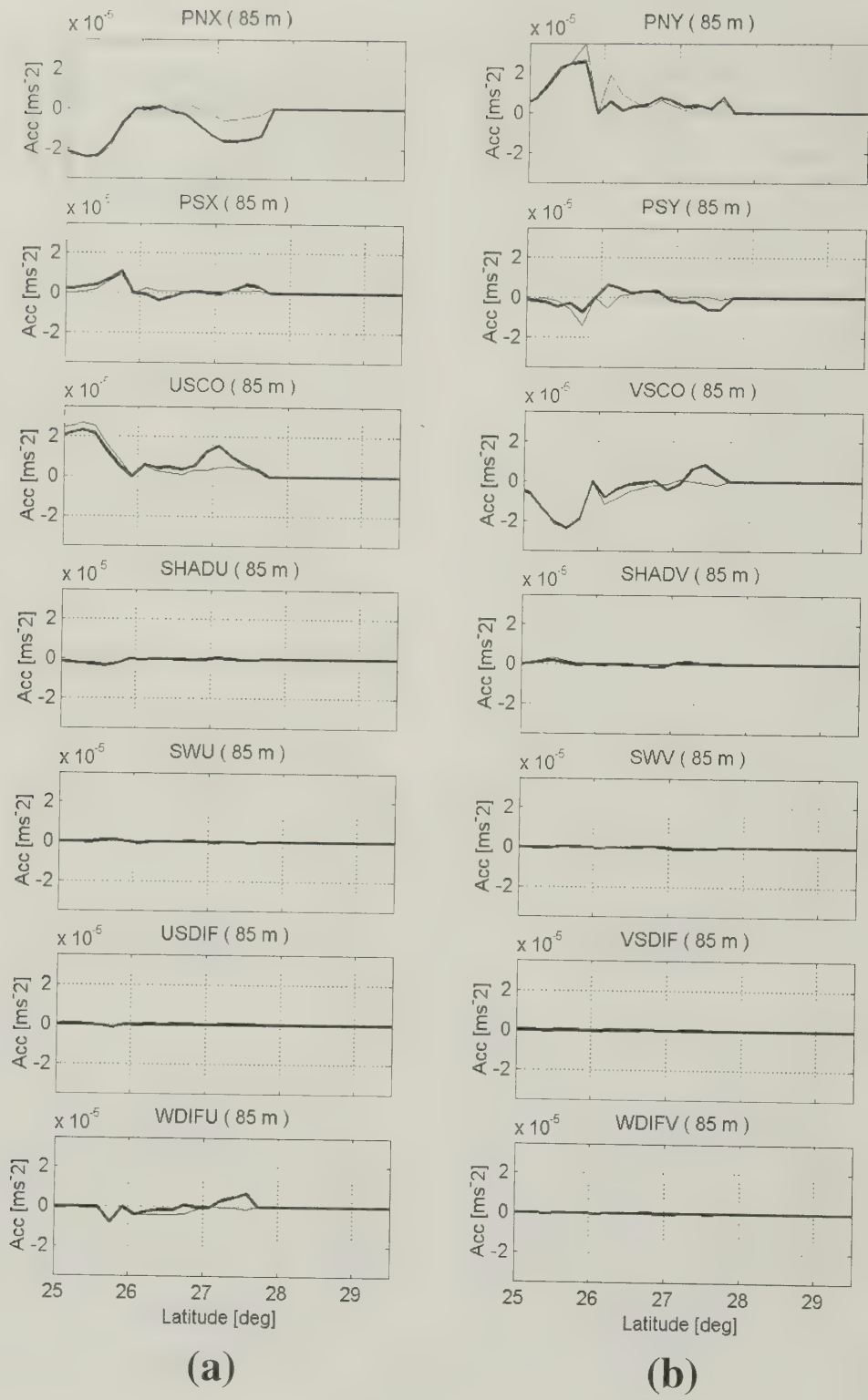


Fig. 5.15 Momentum components along 122.58°E at 85 m depth in summer (thick solid line) and winter (thin solid line) (a) in the x-direction and (b) in the y-direction of momentum equation. (pp.41)

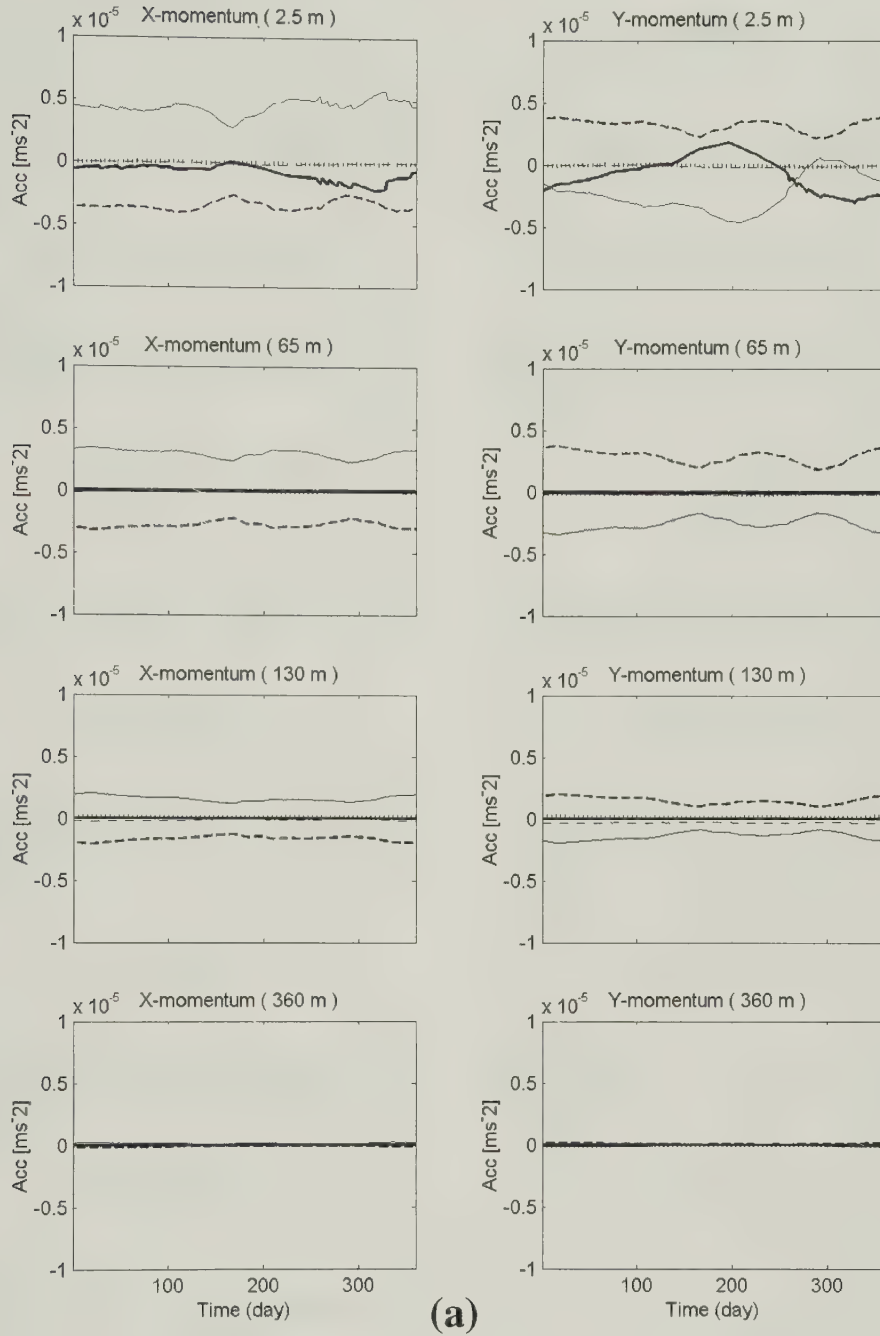


Fig. 5.16 Momentum components (a) at point-A, (b) point-B, and (c) point-C. Thin solid line represents the magnitude of ageostrophic component (GEOX, GEOY), thick solid line the vertical eddy viscosity (WDIFU, WDIFV), thick dashed line the horizontal advection (SHADU, SHADV), dotted line the vertical advection (SWU, SWV), and dashed-dotted line the horizontal eddy viscosity (USDIF, VSDIF). (pp.42)

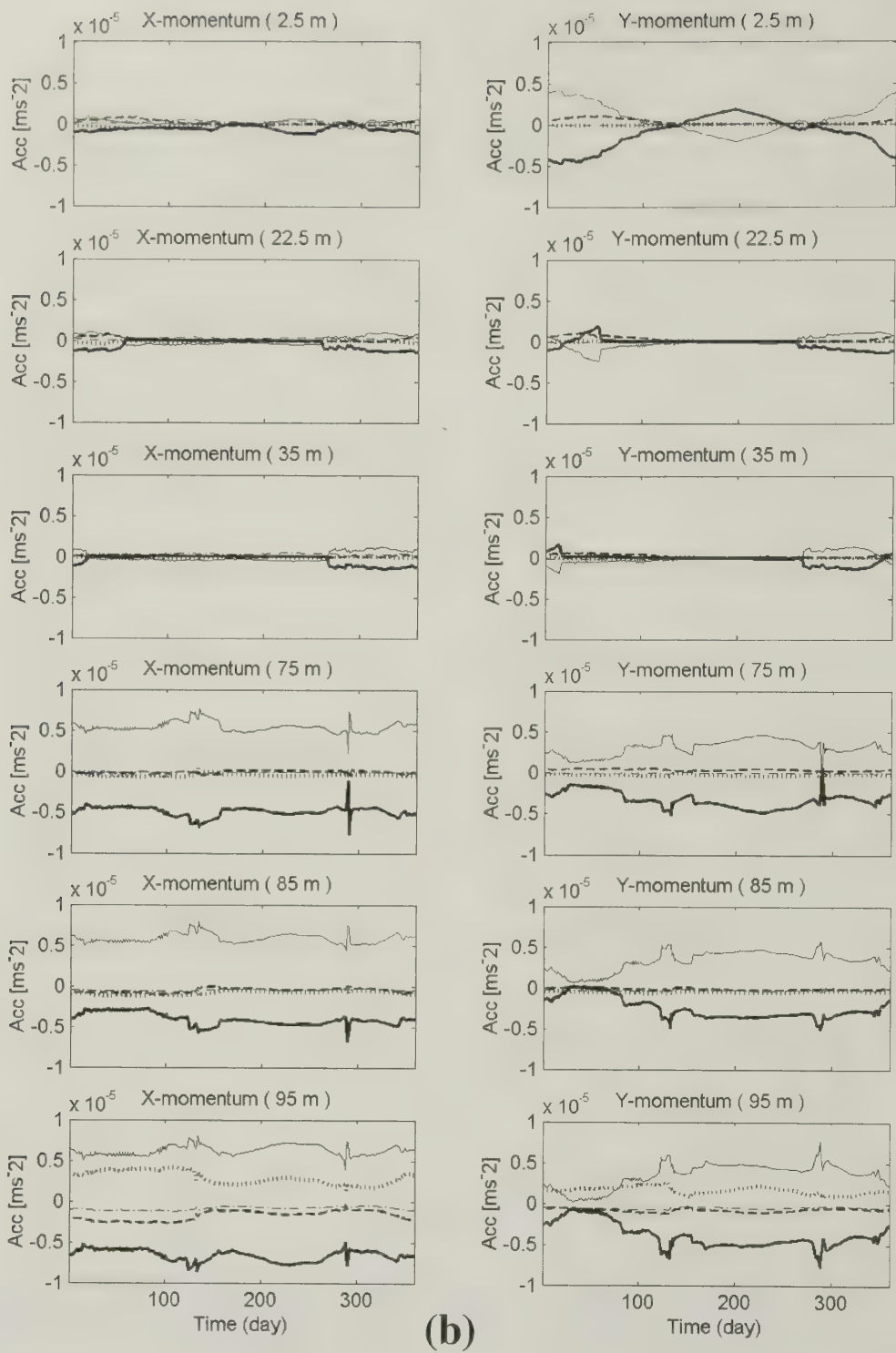


Fig. 5.16 (Continued)

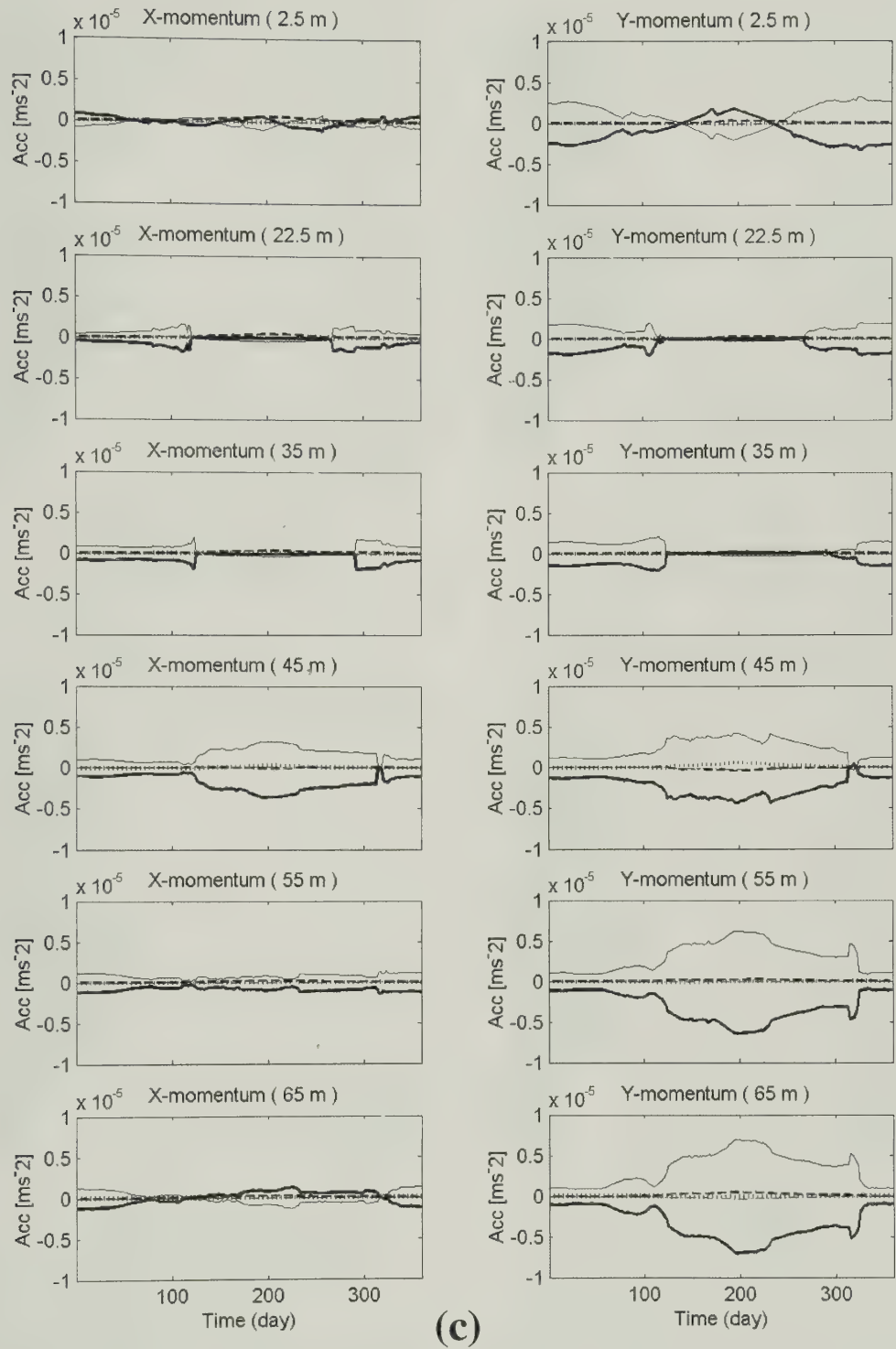


Fig. 5.16 (Continued)

A is the horizontal advection term in all year round, point B the vertical friction and the vertical advection near bottom in all year round, and point C the vertical friction term near bottom only in the summer season.

It represents the main mechanisms of the Kuroshio behavior on the ECS. The momentum balance on point A is mainly maintained by the geostrophic components and the nonlinear horizontal advection components. The vertical friction by local wind stress also affects the balance at the surface with seasonal variation. Horizontal advection terms represents the right turn (north to east) of velocity field in this point, and the effect is maintained all year round. It possibly shows the change of velocity field by topography. On point B, the vertical friction near bottom is formed all year round, and the vertical advection affects the momentum balance at the bottom layer. This represents the year-round upwelling in this place. Point C is the place where the current from the Taiwan Strait in summer flows northeastward. In summer, the upper layer (upper 40 m depth) is in geostrophic balance, except the surface layer where vertical friction by wind stress is dominant. However, at the lower layer (below 40 m depth), vertical friction becomes strong in the summer season with a maximum value in July when the transport from the Taiwan Strait also becomes maximum. It represents the intensification of the bottom friction in summer is induced by the increase of volume transport from the Taiwan Strait.

The current fields are determined as a result of the momentum balance. Fig. 5.17 and Fig. 5.18 represent the winter and the summer current fields for the case including tide effect (Case.1). Each figure shows the current fields at the fourth grids (a), the third grids (b), the second grids from bottom (c), and the bottom grids (d).

Comparing Fig. 5.17 and Fig. 5.18, a large difference between winter and summer emerged from the place near 28°N north of Taiwan where the current from the Taiwan Strait passes rapidly northeastward. Fig. 5.18 confirms that the currents at the bottom grids in summer are considerably weakened compared with the current at the fourth grids from the bottom, and its direction turns anticlockwise when approaching the bottom, at

the place where the Kuroshio water intruded onto the shelf area in summer north of 28°N. And, as analyzed in Fig. 5.16c (point C), the northward bottom current is formed by the balance between the geostrophic momentum components and the vertical friction.

Considering the tide effect in Case.1, the vertical friction component near the bottom is increased compared with that in Case.2 (the case excluding tide effect). Fig. 5.19 and Fig. 5.20 show the winter and summer current fields for Case.2. Current field of Case.2 shows that the current velocity near bottom is considerably larger than Case.1. Meanwhile, the northward current near 28°N north of Taiwan, which is below the northeastward current originated from the Taiwan Strait, mainly exists just at the bottom layer in Case.2 (Fig. 5.20). However, though the northward current near bottom in Case.1 (Fig. 5.18) is slower than that in Case.2 (Fig. 5.20), the current also exists partly at the second grid from the bottom, i.e., the northward current in Case.1 is slower but thicker than that in Case.2. This explains why the volume transport of the Kuroshio intrusion onto the shelf area was not very different for both cases including (Case.1) and excluding tide effect (Case.2) in Section 5.2.1.

The vertical friction terms in summer for Case.1 and Case.2 are shown in Fig. 5.21. When considering the tide effect, vertical friction near the bottom was considerably increased at the north of 28°N and also on the Yellow Sea (YS). The consideration of the tide significantly affects on the circulation of both the ECS and the YS.

5.4 Residence time in the Yellow Sea (Tracer experiment 3)

A residence time is defined as the time it takes to replace all except $1/e$ ($\sim 37\%$) of the original material. Nozaki *et al.* (1991) estimated the residence time to be 5~6 years for YS waters using the Ra isotopes.

In this section, by means of the tracer experiments which release the tracer at the inflow open boundaries (the Taiwan Strait and the east of Taiwan), residence time in the YS was estimated in both cases with and without consideration of tide effect (Case.C, D). The tracer concentration was

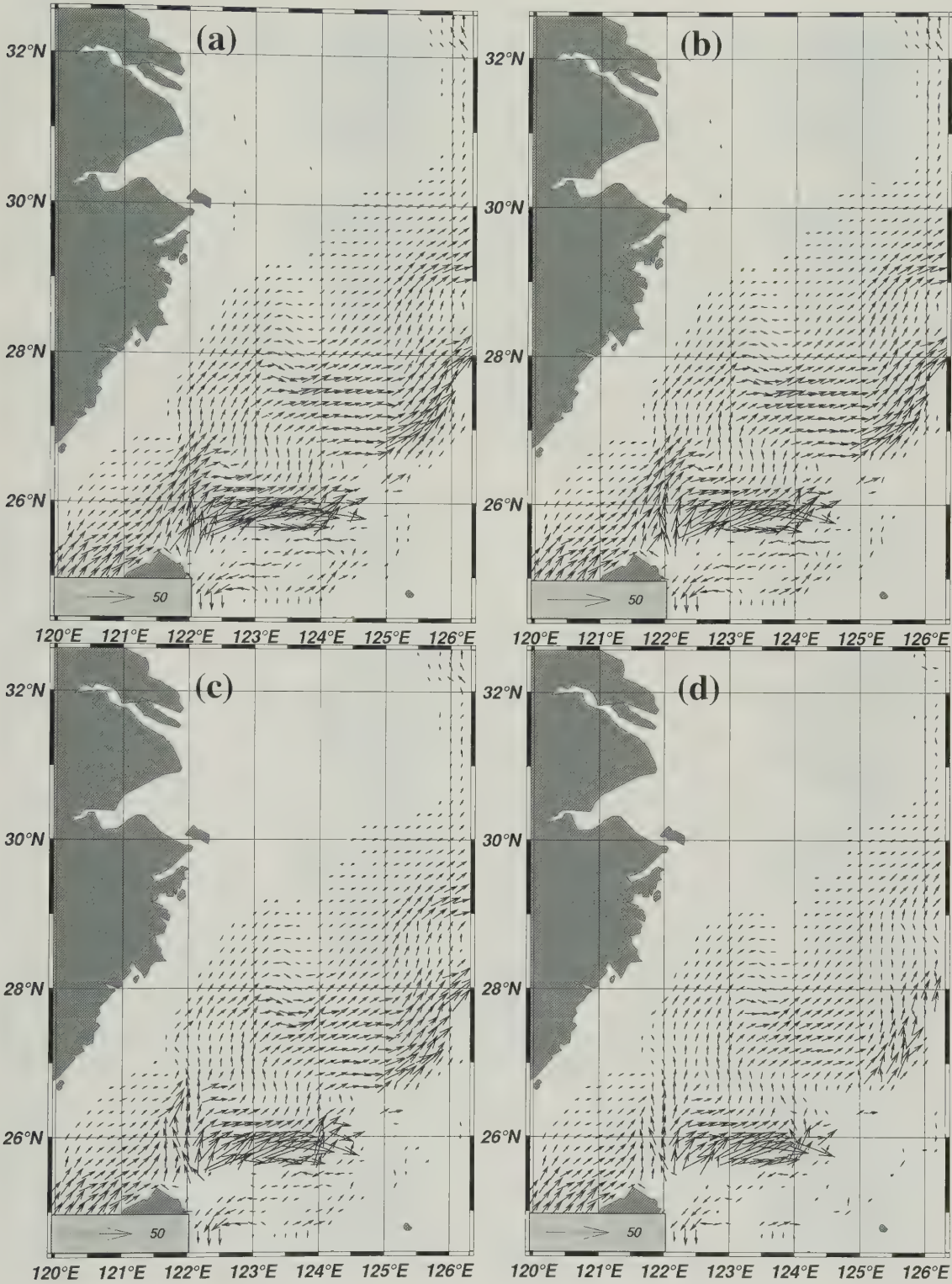


Fig. 5.17 Winter velocity fields of the case including tide effect (Case.1): (a) fourth grids from the bottom, (b) third grids from the bottom (c) second grids from the bottom, and (d) bottom grid. (pp.43)

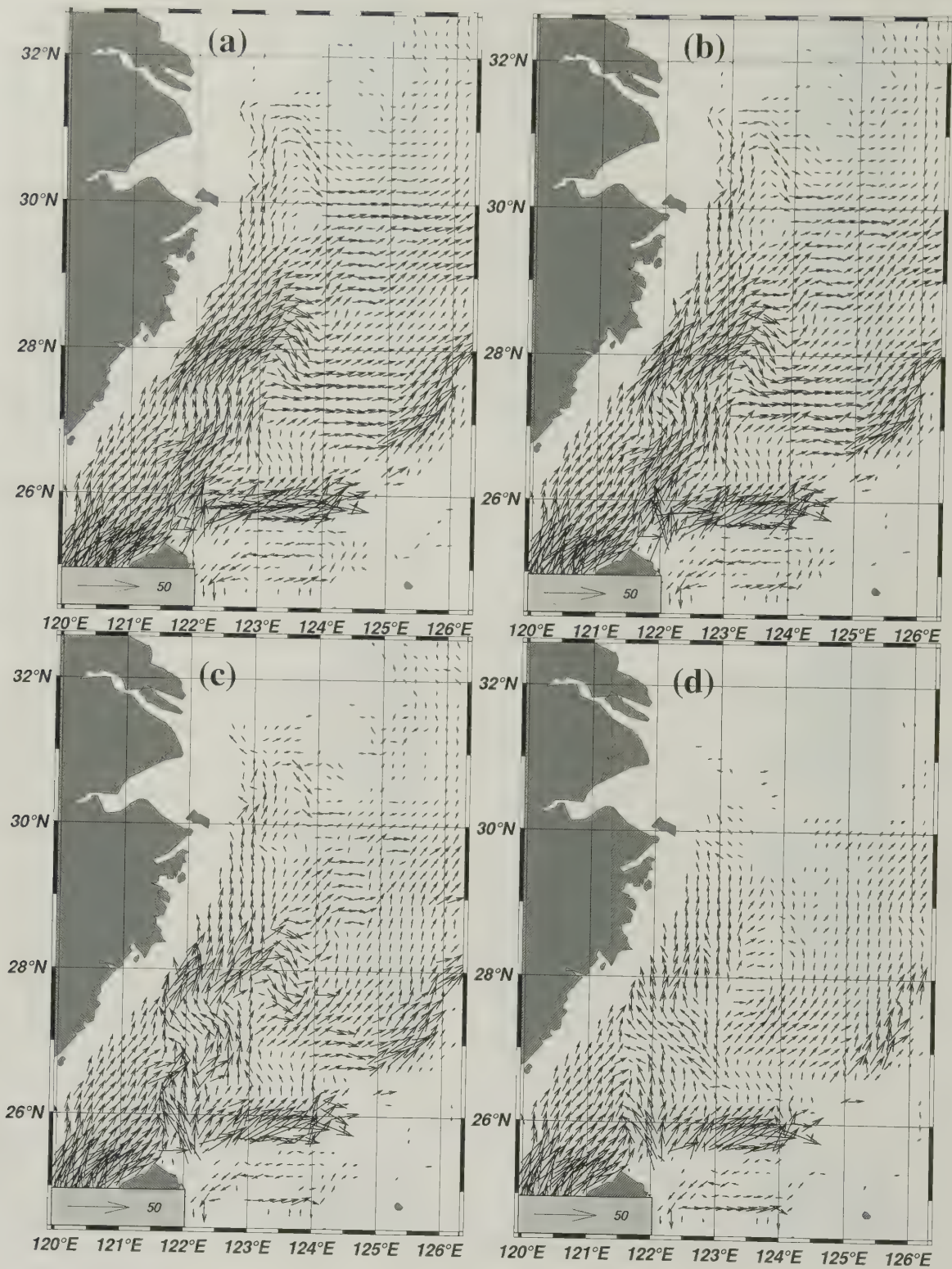


Fig. 5.18 Summer velocity fields of the case including tide effect (Case.1): (a) fourth grids from the bottom, (b) third grids from the bottom (c) second grids from the bottom, and (d) bottom grid. (pp.43)

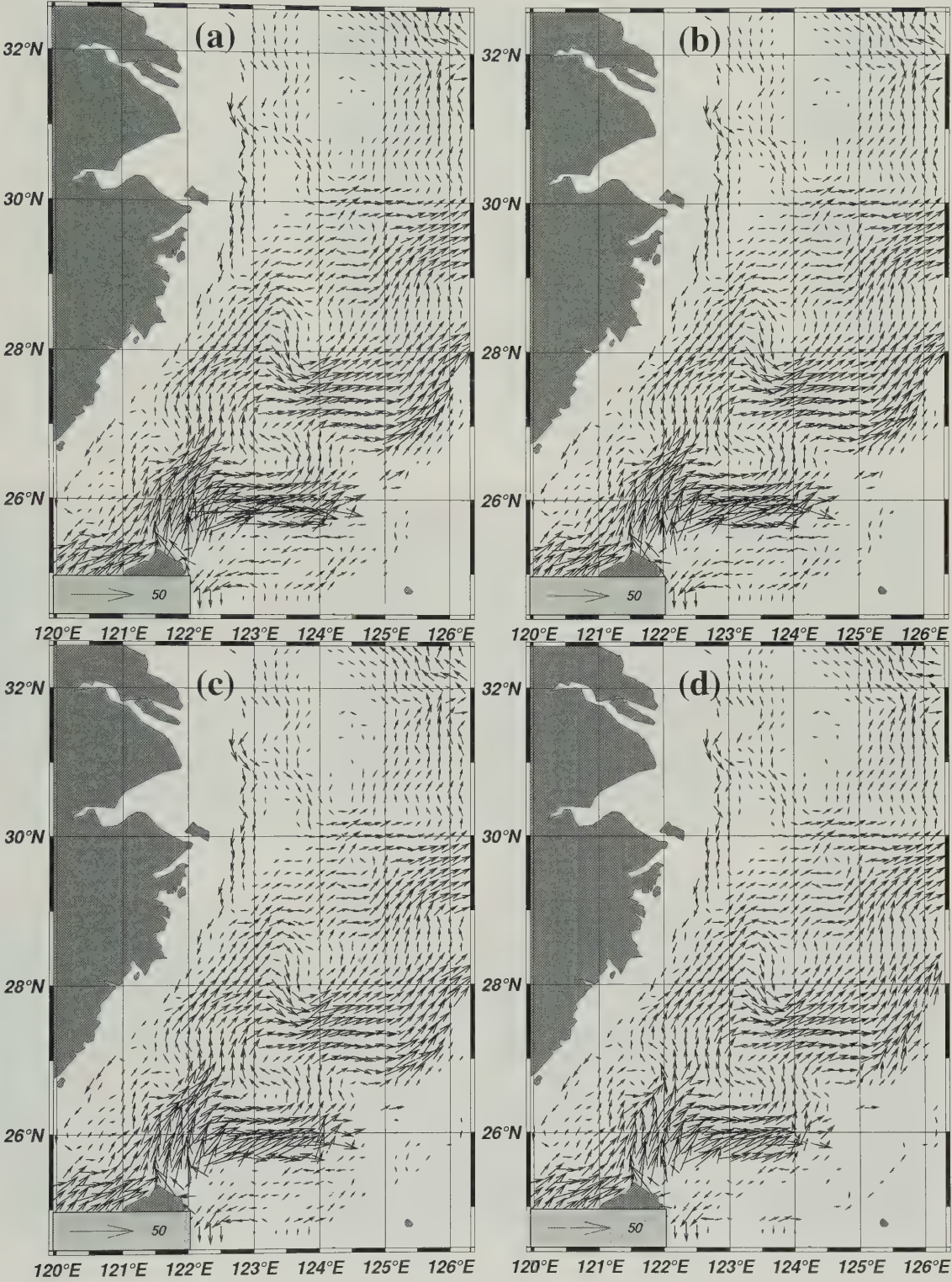


Fig. 5.19 Winter velocity fields of the case excluding tide effect (Case.2): (a) fourth grids from the bottom, (b) third grids from the bottom (c) second grids from the bottom, and (d) bottom grid. (pp.43)

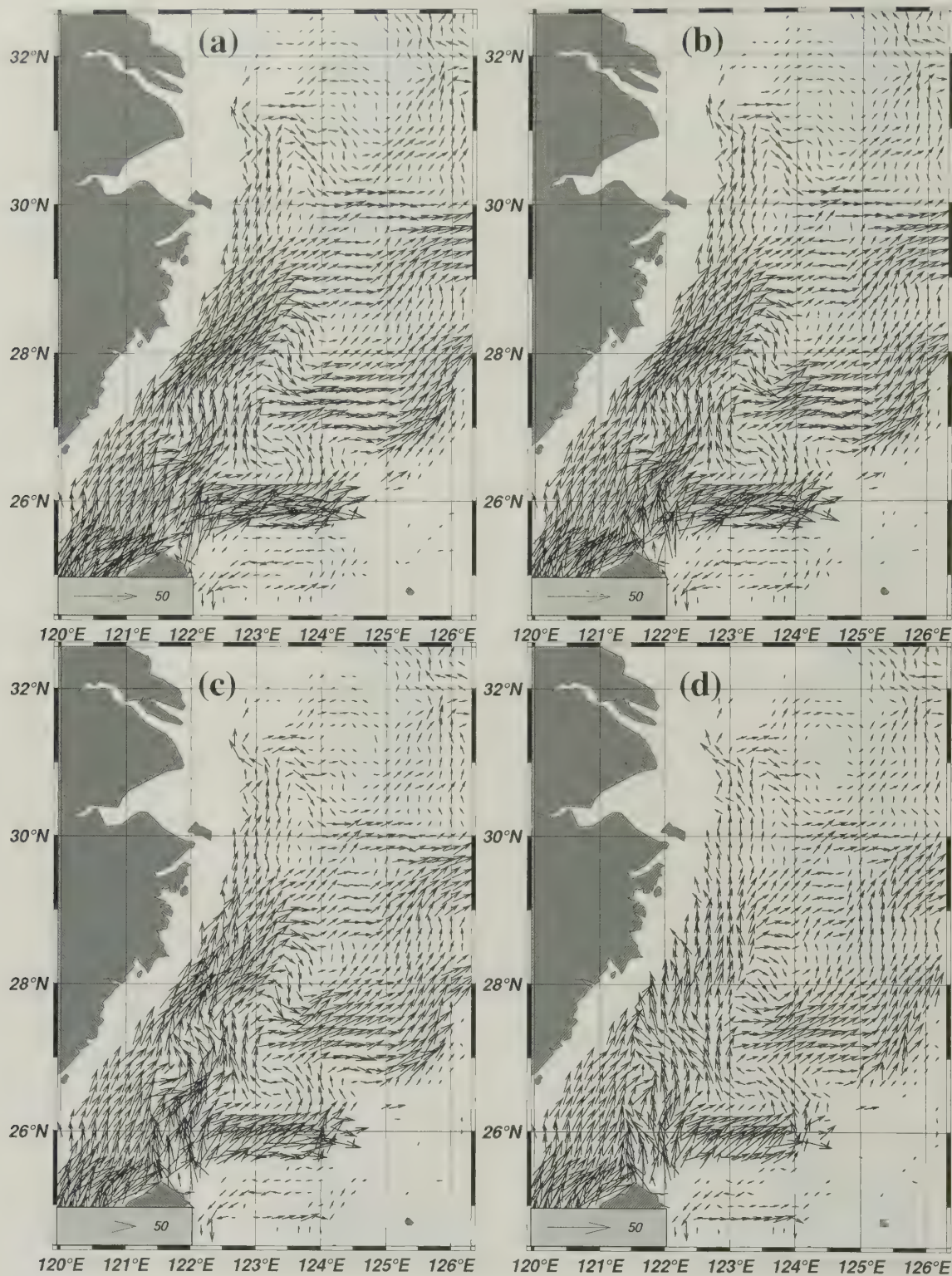


Fig. 5.20 Summer velocity fields of the case excluding tide effect (Case.2): (a) fourth grids from the bottom, (b) third grids from the bottom (c) second grids from the bottom, and (d) bottom grid. (pp.43)

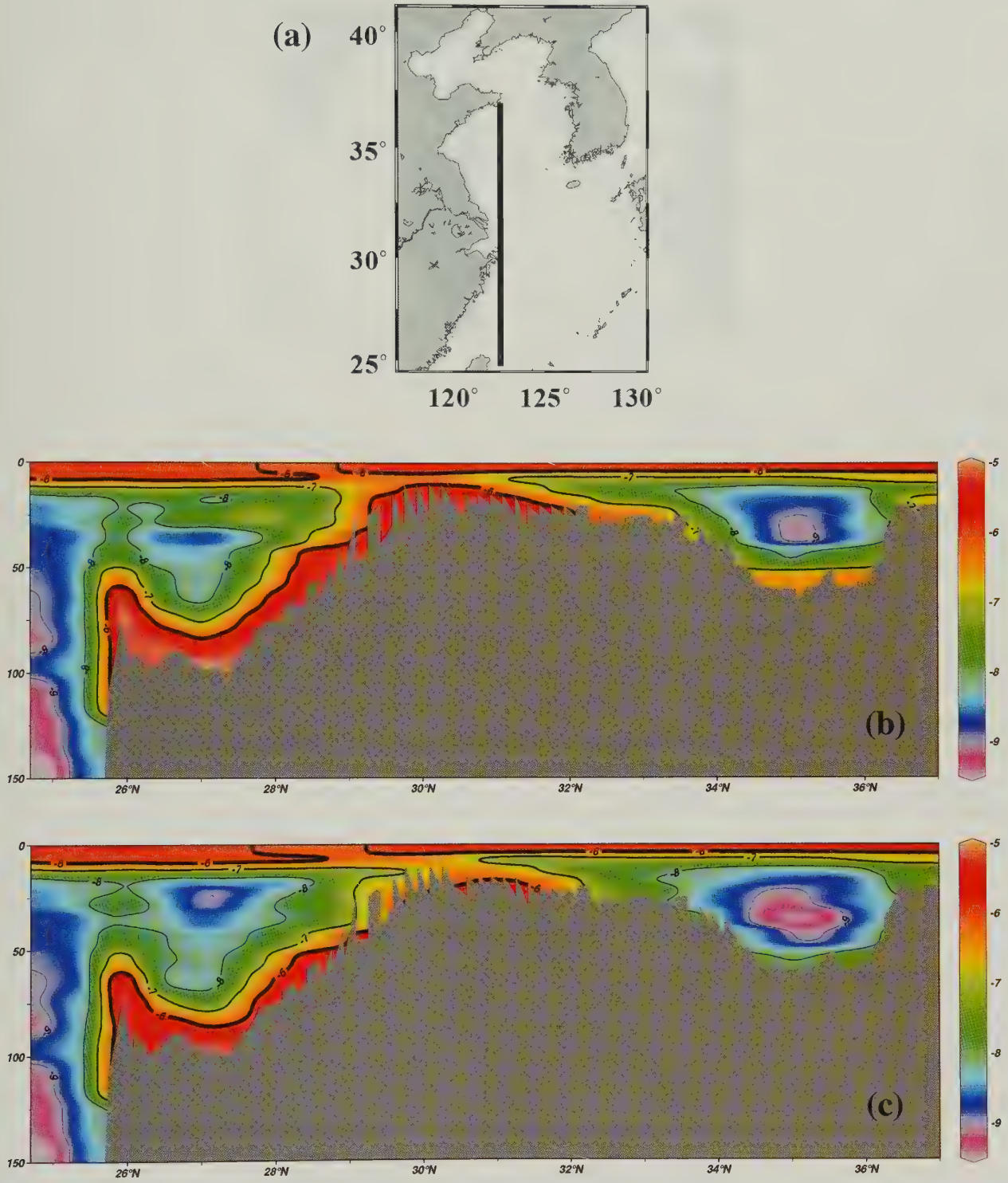


Fig. 5.21 (a) A line along the 122.58°E for vertical profile. Vertical profile of vertical friction term on a logarithmic scale (units: m/s²) in summer along the 122.58°E line (b) including (Case.1) and (c) excluding tide effect (Case.2). (pp.44)

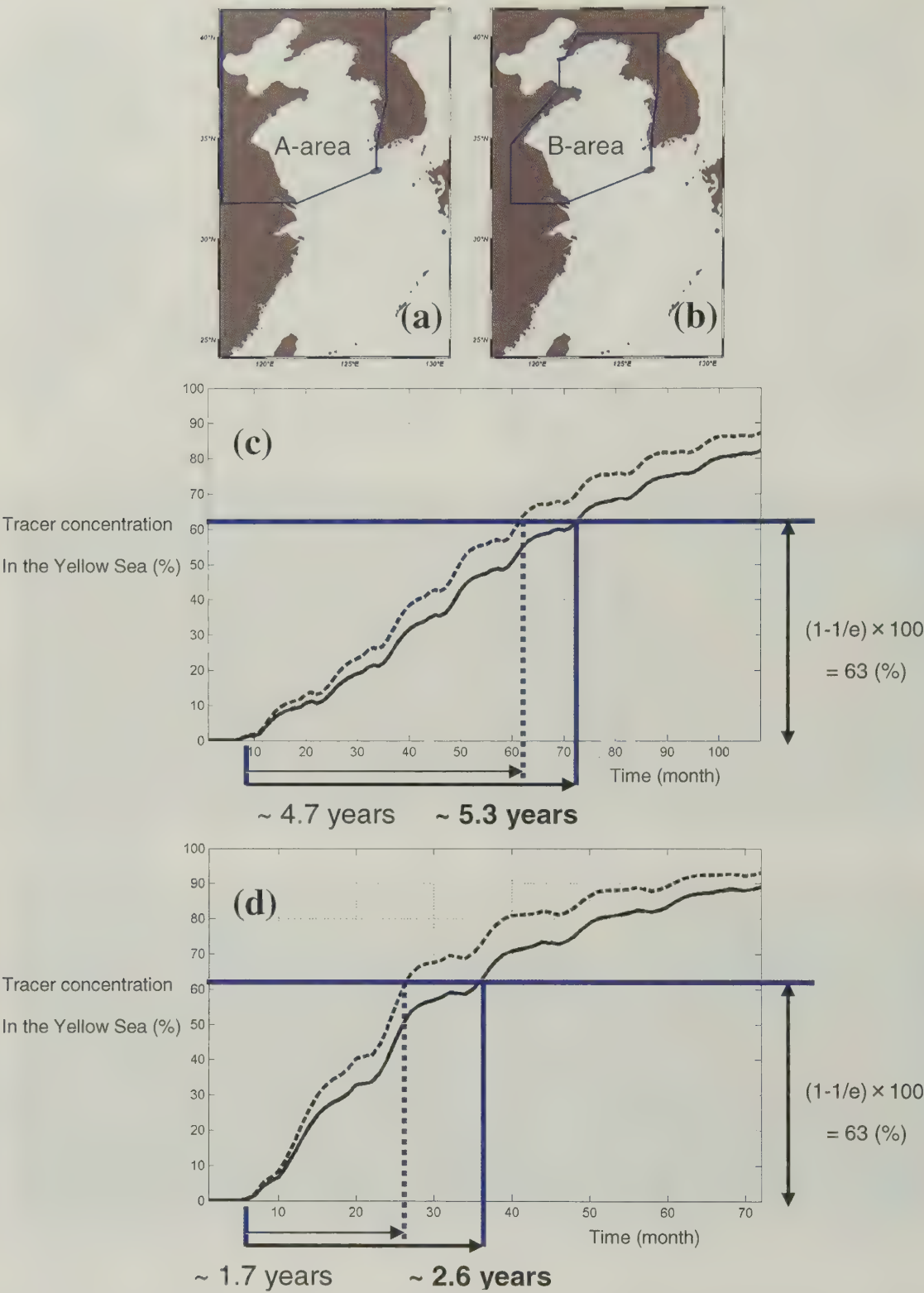


Fig. 5.22 Area for estimation of the residence time of the Yellow Sea: (a) including the Bohai Sea and (b) excluding the Bohai Sea. Changes of tracer concentration with time in A-area (solid line) and B-area (dashed line): (c) Case. C and (d) Case. D. (pp.44)

governed by the same advection-diffusion equation in the same manner as the Preliminary experiment. The results showed remarkable difference indicating that the numerical simulation without the tide effect could greatly reduce the residence time in the YS, making the circulation strong. In the case with consideration of tide (Case.C), the residence time was estimated as 5.3 years (solid line in Fig. 5.22c) and 4.7 years (dashed line in Fig. 5.22c) for inclusion (Fig. 5.22a) and exclusion of the Bohai Sea (Fig. 5.22b), respectively. Meanwhile, in the case without consideration of tide (Case.D), the results showed 2.6 years (solid line in Fig. 5.22d) and 1.7 years (dashed line in Fig. 5.22d), respectively. As shown in Fig. 5.21, the tide parameterization enhanced the vertical friction near bottom, thus the current speed was decreased at the lower layer, and the water exchange between the YS and the ECS also reduced. The estimated residence time considering the tide effect agrees well with the result of Nozaki *et al.* (1991). This result emphasizes that the consideration of tide effect is indispensable to the numerical simulation in the Yellow and East China Seas.

5.5 Origin of the Taiwan Warm Current in summer

The passive tracer experiments and the momentum balance analysis in this study include some clues about the origin of the TWC in summer. Fig. 4.9a and 4.9b in the Preliminary Experiment showed that the tracer released from the Taiwan Strait in summer flowed northeastward at the upper layer, while another tracer released from the east of Taiwan flowed northward along the bottom layer and upwelled near the Chinese coast north of 29°N being mixed with the water originated from the Taiwan Strait. Fig. 4.12d in Exp. 1 further represented that the upwelled Kuroshio water was originated from the lower layer of the northeast of Taiwan in the summer season. These tracer experiments explain that upper water of the TWC in summer originates in the Taiwan Strait and deep water of the TWC in the east of Taiwan.

As for the mechanism how the Kuroshio water forms the deep water of the TWC, it was proved by the momentum balance analysis that increase of the geostrophic flow from the Taiwan Strait in summer

induces the Kuroshio water at the bottom Ekman layer to flow northward across the isobath line into the submerged river valley off the Changjiang.

Some observational evidences have been suggested in the previous studies. Su and Weng (1994) classified the Taiwan Warm Current Water (TWCW) into the upper water and the deep water by analysis of water masses, so that they determined the summer characteristic values of upper water to be 27.0°C, 33.7 psu (23.0~29.0°C and 33.3~34.2 psu), and those of deep water 19.0°C, 34.4 psu (16.0~23.0°C and 34.1~34.7 psu). The appearance of the deep water was suggested only in the warm half of the year (from April to September), approximately along 123°E in an area north of 28°N. Based on analysis of water masses, they concluded that the upper water of TWCW is formed by the mixing of Kuroshio surface water flowing northward with the Taiwan Strait water, but the deep water originated from the Kuroshio subsurface water east of Taiwan.

In recent studies, appearance of cold, saline Kuroshio subsurface water (below 23.0°C and over 34 psu) in summer also have been detected near Zhejiang province south of Changjiang estuary and at the submerged river valley off Changjiang (Fig. 5.23, after Chen *et al.*, 2006; Fig. 5.24, after Zhu *et al.* 2001). Considering the Taiwan Strait water in spring and summer is warmer (over 22°C) and less saline (below 34.2 psu) even at the lower layer (Fig. 5.25, after Jan *et al.* 2006), the TWC deep water in the summer season can be regarded to be originated from the Kuroshio subsurface water.

Hu (1994) showed a chart of summer residual currents in the upper layer and the bottom layer (Fig. 5.26), and presumed it to be caused by bottom Ekman layer. As a model study, Jacobs *et al.* (2000) simulated the circulation of the Yellow and the East China Seas (YECS) using Princeton Ocean Model (POM) and explained the possible mechanism for the appearance of the Kuroshio water in the Yangtze Relict River valley (Submerged valley off Changjiang) as bottom Ekman layer, by means of passive tracer experiment and comparison between the bottom velocities and the velocities averaged over the total depth. Guo *et al.* (2006) also supported their idea by the same kind of passive tracer experiment using a numerical model.

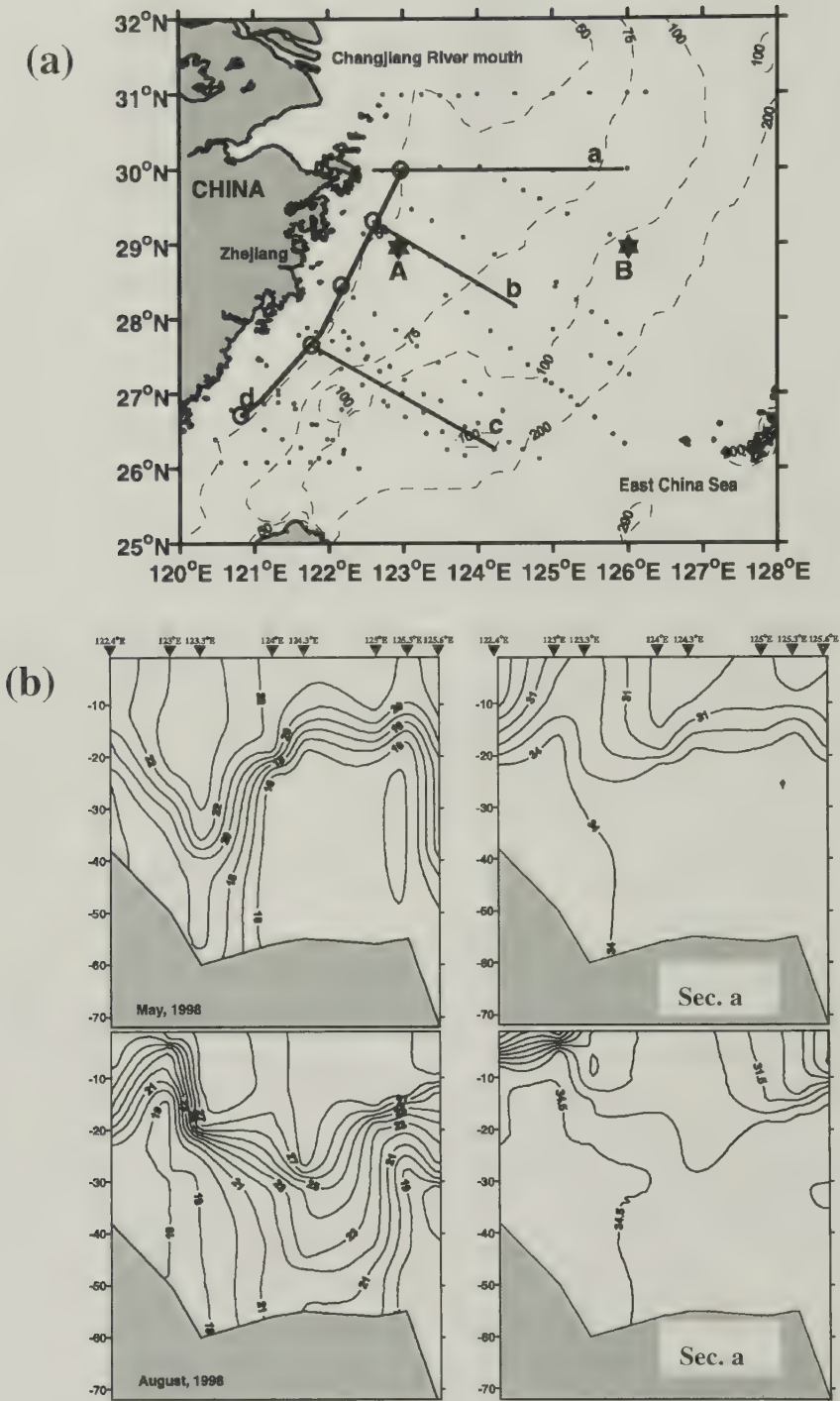


Fig. 5.23 (a) Map of three hydrographic Sections a, b, and c from eight cruises during 1997–2002. Season variation of vertical temperature (left) and salinity (right) distributions along the Section a (b), b (c), and c (d). (after Chen et al., 2006) (pp.46)

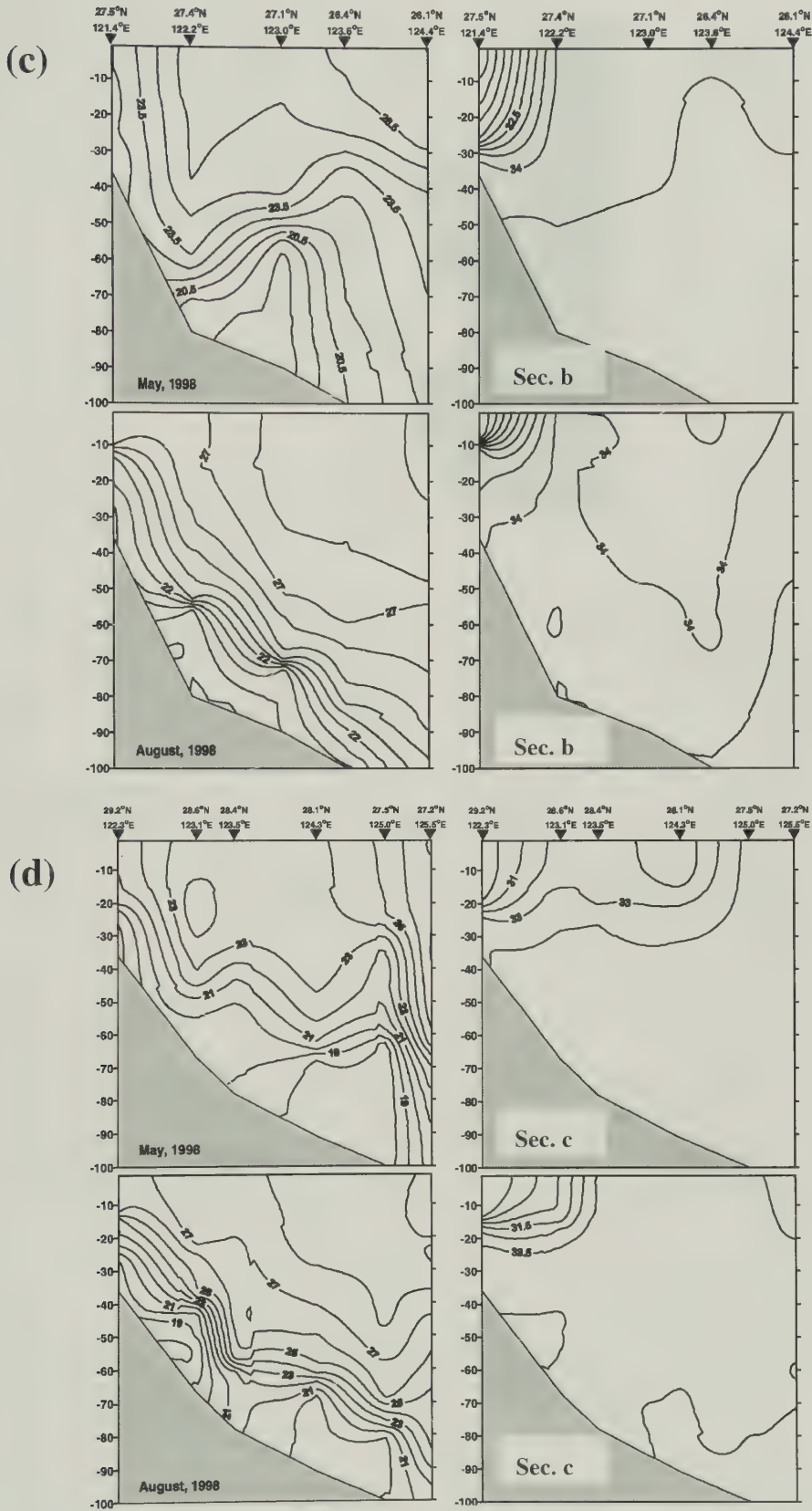


Fig. 5.23 (Continued)

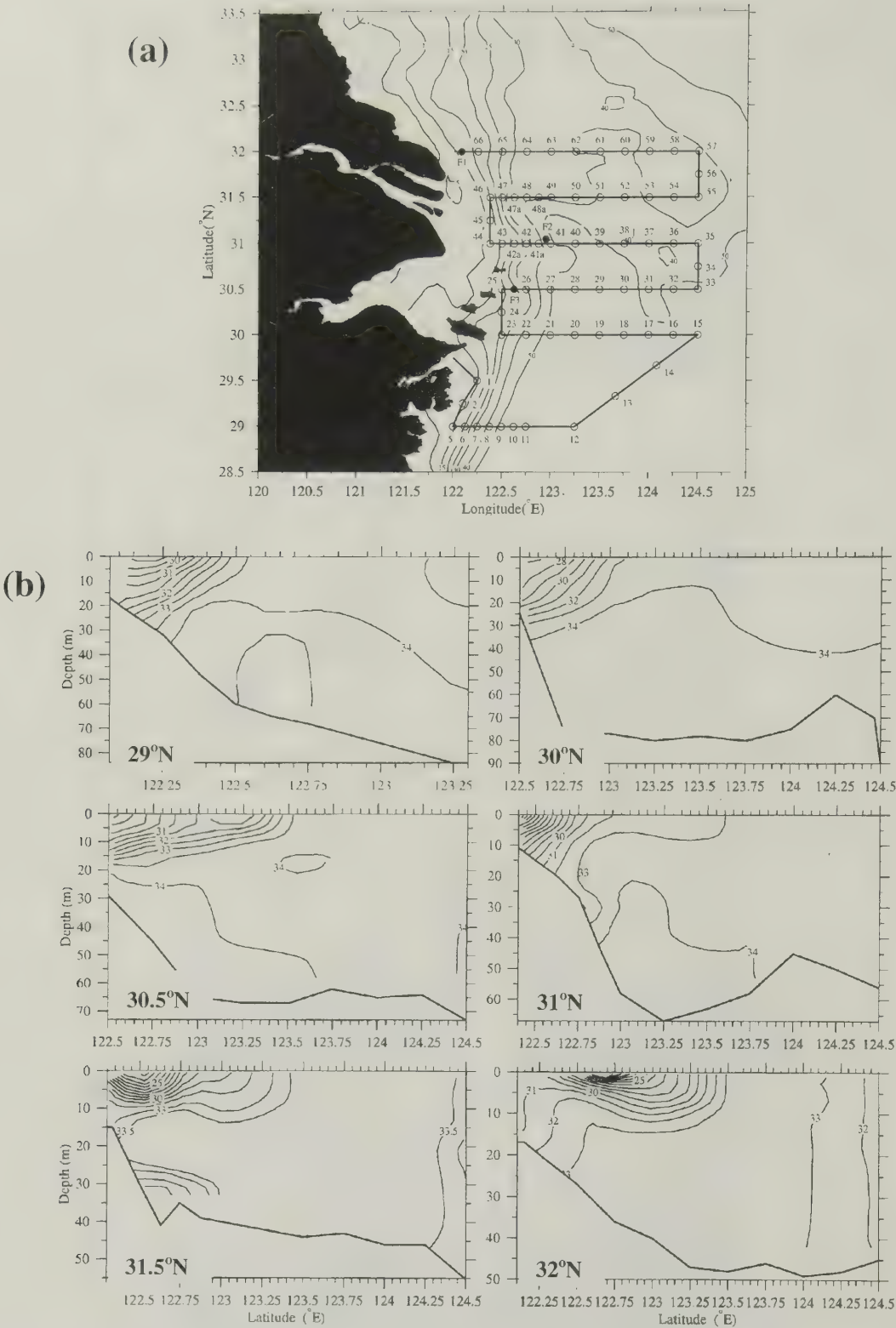


Fig. 5.24 (a) Observation line during August in 2000. Vertical distributions of salinity (b) and temperature (c) (after Zhu *et al.*, 2001) (pp.46)

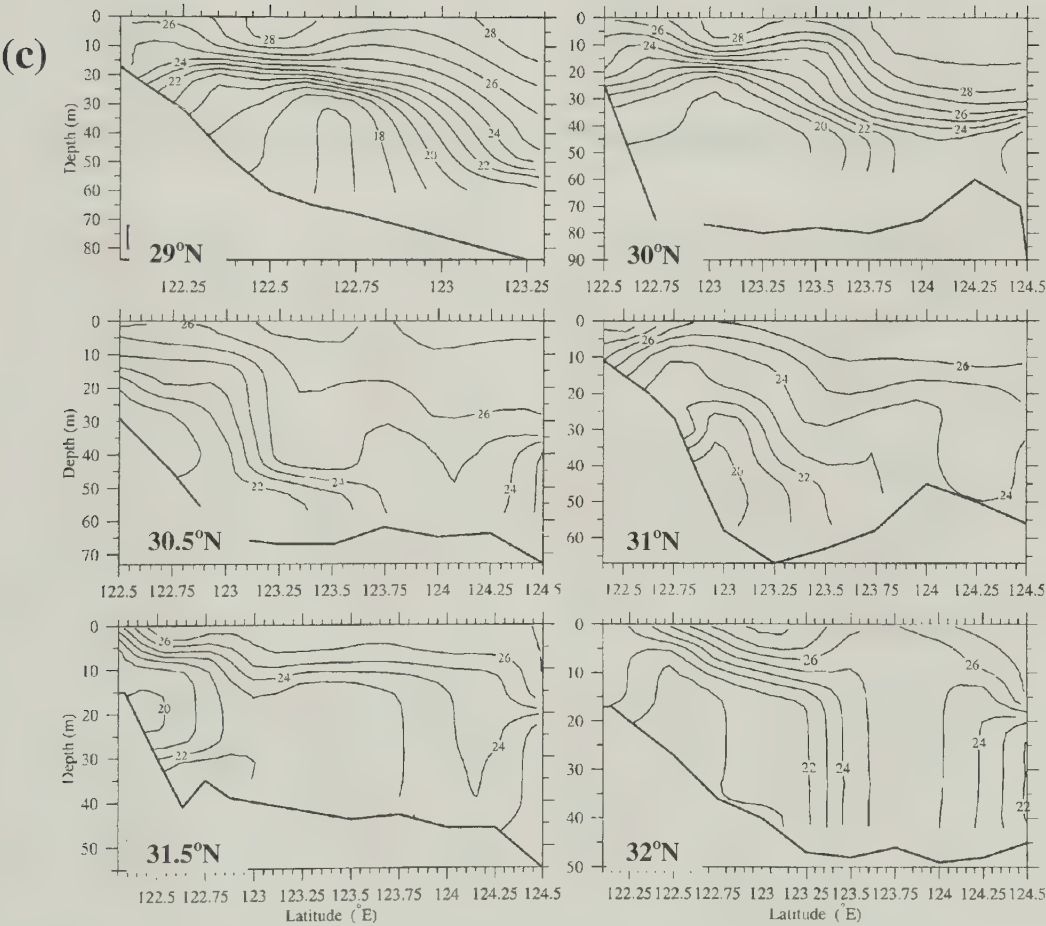


Fig. 5.24 (Continued)

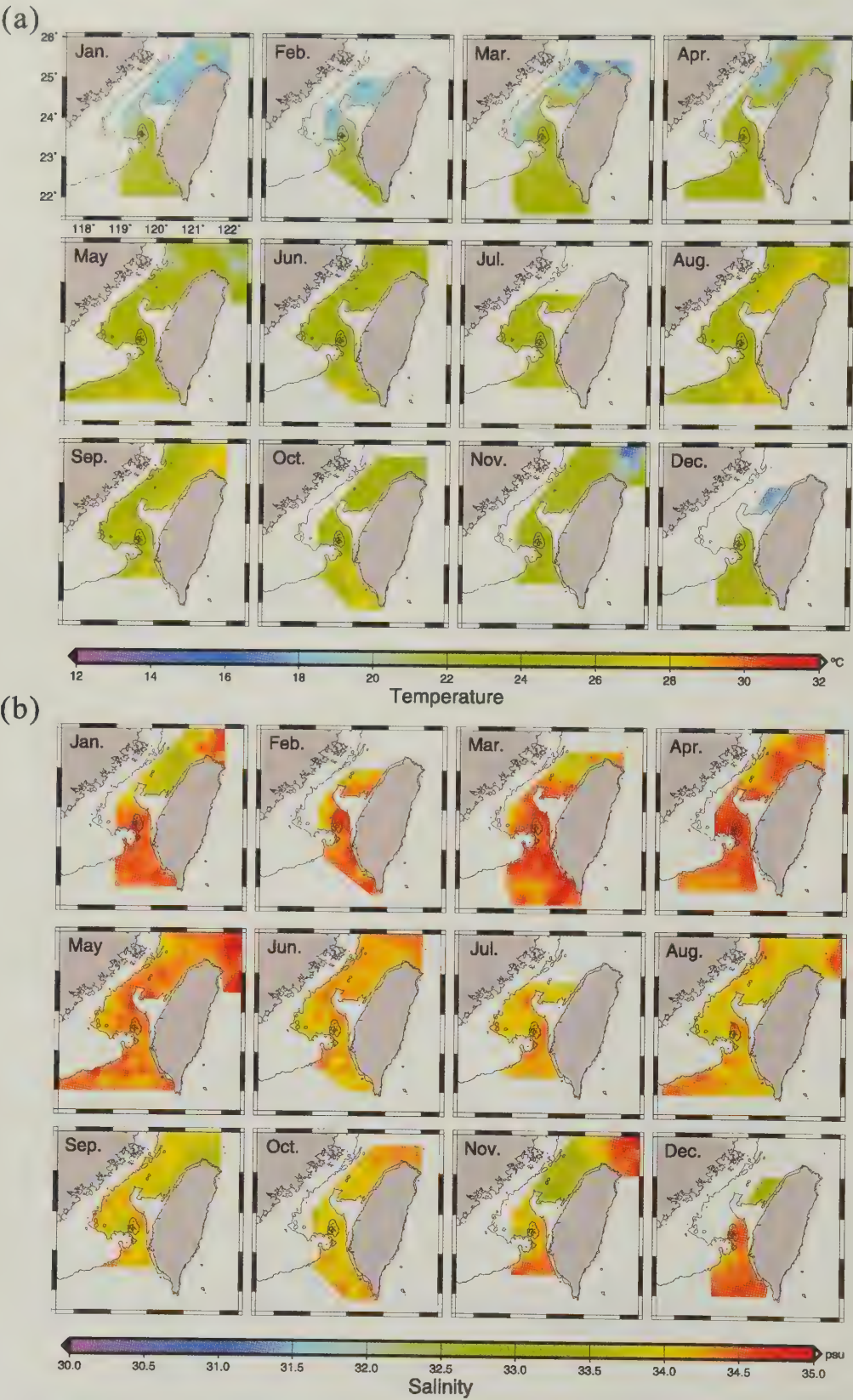


Fig. 5.25 Distributions of (a) temperature and (b) salinity at depth of 50 m for each month (after Jan *et al.*, 2006). (pp.46)

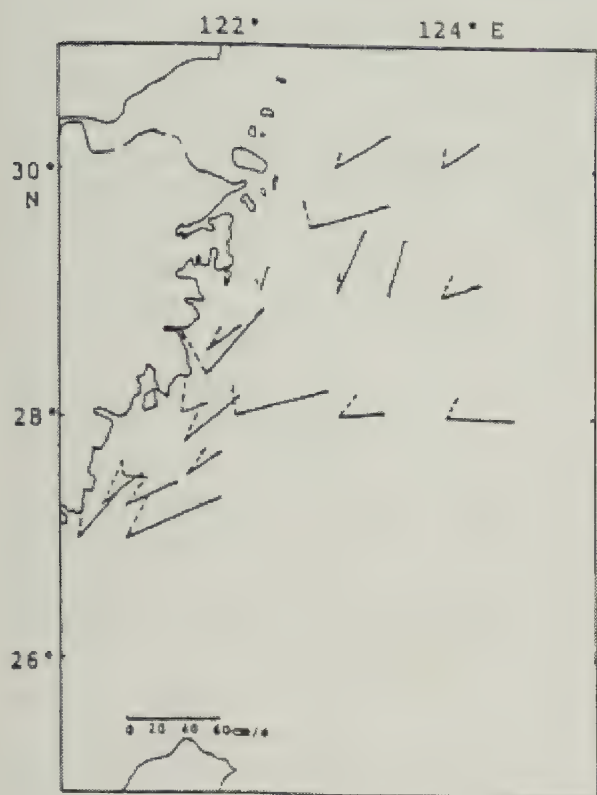


Fig. 5.26 Residual currents in the ECS in summer. Solid line-at 5 m level; dashed line-near bottom (after Hu, 1994) (pp.46)

This study also supports the idea that the TWC deep water is originated from the Kuroshio by the bottom Ekman layer flow. In addition, this study considered the tide effect, and showed that the intrusion northeast of Taiwan, south of 28°N deeper than 100 m, is year-round phenomena possibly due to the difference of water depth between the Taiwan Strait and the northeast of Taiwan where the Kuroshio intrudes. The momentum balance analysis further showed that the intensification of vertical friction near bottom due to the increase of the geostrophic current from the Taiwan Strait, north of 28°N, induced the northward bottom Ekman layer flow which forms the deep water of the TWC.

5.6 Summary

This chapter investigated the mechanisms of the Kuroshio intrusion.

Case studies by tracer experiments were carried out for the effect of tide, transport from the Taiwan Strait, and transport from east of Taiwan. It revealed

that the consideration of tide effect considerably decreased the intrusion from the Kuroshio across the 200 m isobath line, in large part east of Taiwan (122~123°E). Except during winter when the shelf water is well-mixed vertically, transport from the Taiwan Strait mainly affects the intrusion from the upper layer of the Kuroshio region, and the intrusion below 80 m did not change greatly in spite of the large transport difference from the Taiwan Strait. Transport variation from the Kuroshio directly exerted an influence on the volume transport of the Kuroshio intrusion in both upper and lower layers.

Momentum balance analysis along 122.58°E northeast of Taiwan, where the Kuroshio water mainly intrudes onto the ECS shelf, described the behavior of the Kuroshio. Basically local wind forcing affects on the surface layer of the ECS with seasonal variation by means of the vertical friction. The Kuroshio, flows into the ECS along the eastern Taiwan coast, is in a geostrophic balance by the westward pressure gradient force by surface elevation and the eastward Coriolis force. The northward Kuroshio turns to the east by curved topography in the balance of the geostrophic components and the horizontal advection. And some of the Kuroshio flows into the ECS shelf or upwells along the bottom layer over the steep topography in the balance of the geostrophic components, the horizontal advection, the vertical advection and the vertical friction components. The intruded Kuroshio water occupies the lower layer northeast of Taiwan south of 28°N all the year round. When summer comes, the northeastward strong current from the Taiwan Strait in geostrophic balance passes through north of 28°N, and near the bottom layer, northward current occurs in the balance of the geostrophic components and the vertical friction component. The northward current at the bottom layer north of 28°N allows the Kuroshio water to intrude onto the shelf area shallower than 80 m.

The momentum balance analysis further showed that the intensification of vertical friction near bottom due to the increase of the geostrophic current from the Taiwan Strait, north of 28°N, induced the northward bottom Ekman layer flow which forms the deep water of the TWC.

The consideration of tide effect by

parameterization increased the vertical friction term in the momentum equation at the lower layer, so that the current velocity at the lower layer was considerably decreased, and thus the water exchange between the YS and the ECS also reduced. The residence time between the YS and the ECS, when considering the tide effect, was estimated as about 5 years which is close to the result of Nozaki *et al.* (1991): 5~6 years.

The passive tracer experiments and the momentum balance analysis supported the idea that the TWC deep water is originated from the Kuroshio in the form of the bottom Ekman layer flow.

Chapter 6. Conclusion and Discussion

Intrusion from the Kuroshio onto the continental shelf of the ECS was investigated using a 3-D numerical model (RIAMOM). The tide effect is additionally considered to intensify the linear bottom friction by Hunter's (1975) formula and the vertical eddy diffusivity and viscosity by James' (1977, 1978) method using M_2 tidal velocity. The main objectives of this study were to understand the behavior of the intruded Kuroshio water, to estimate the volume transport of the intrusion with seasonal variations, and to elucidate the mechanisms of the intrusion from the Kuroshio.

As a method for evaluating the intrusion, passive tracer experiments were carried out. In the Preliminary Experiment, each tracer was released in the Taiwan Strait or the east of Taiwan, and from the vertical profile of the tracer, two vertical sections along the 200 m isobath line were determined for the release of tracers: 0~80 m and 80~200 m. In Exp. 1 and Exp. 2, the tracers were released at local sections along the 200 m isobath line for 30 days. Using the vertically integrated mass of the tracer, the horizontal distributions of the tracer for the control case were compared. In addition, the intruded volume transports for each case was calculated using the time derivative of the total amount of water including the passive tracer. In Exp. 3, the tracer was deployed for six years through the Taiwan Strait and the east of Taiwan at the same time after a spin up time of six years, for

the cases with and without consideration of the tide effect.

The tracer experiments for Case.1 (a control case) were discussed in Chapter. 4 and clearly showed two main regions of the Kuroshio intrusion: northeast of Taiwan and west of Kyushu. From additional experiments for Case.1, which released the tracer for 90 days at the 200 m isobath line of 122~123°E, 123~124°E, and 124~125°E, it is realized that the tracer, intruded from 122°E to 123°E through 80~200 m, shows the largest seasonal difference of the horizontal distribution. In winter, the tracer intrudes solely south of 28°N though intrudes farther northward and flows into the small valley on the western ECS in summer. The spatial distribution with the 10-day interval of the tracer intruded from 122°E to 123°E shows that the intrusion flows downstream along the shelf edge or joins the Kuroshio in winter. On the other hand, the intrusion is divided into two paths in summer: northward flow along the small valley on the western ECS and a northeastward flow along the shelf edge. At the central part of the continental shelf edge (123~127°E), intrusion also takes place, but it does not affect the central ECS, and flows along the shelf break or is confined only to the shelf edge.

The total intruded volume transport through the 200 m isobath line was evaluated as 2.74 Sv in winter, 2.43 Sv in spring, 2.47 Sv in summer, and 2.84 Sv in autumn, while the intruded transport below 80 m was 1.32, 1.51, 1.64, and 1.54 Sv, respectively. The detailed tracer experiments shows that the Kuroshio water affecting the shelf area shallower than 80 m mainly originates east of Taiwan (122~123°E), especially through the lower layer below 80 m. The intrusion into the shelf region is pushed actively in spring and in summer though does not reach the shelf area in winter and flows down along the shelf break. In summer, a part of the intruded Kuroshio water with a volume transport of 0.19 Sv flows into the shelf area. The transport is approximately three times greater than the volume transport of 0.06 Sv in summer from the Changjiang River. This suggests that the intruded Kuroshio water can be a nutrient source in the shelf area in summer.

From the comparative studies in Exp. 2, several components that affect the intrusion from the

Kuroshio are investigated. Tide effect decreases the current velocity northeast of Taiwan and over the shelf, and the intrusion from the Kuroshio region is decreased in comparison to a case disregarding the tide effect. The transport from the Taiwan Strait has a significant effect on the intrusion of the Kuroshio. However, the transport mainly affects the upper layer (0 ~ 80 m) and the effect on the lower layer is relatively small. The transport of the Kuroshio also has an important role as the Kuroshio water intrudes into the ECS. In this study, the Kuroshio intrusion varied ~ 10% inflow difference between two cases: an increased Kuroshio transport and a decreased transport. The volume transport of the Kuroshio was set to increase or decrease with the same vertical gradient calculated from the density structure itself to discount the effect of the vertical structure variation when the Kuroshio transport is changed. The contribution of the variation of vertical density gradient will be studied in a future experiment.

The Kuroshio intrusion across the 200 m isobath line takes place all year round but the intrusion into the shelf area shallower than 80 m only starts in spring and ends in autumn. In spite of the larger intrusion volume transport across the 200 m isobath line in winter, the intruded Kuroshio water across the 200 m isobath line was not transported into the shelf area shallower than 80 m. On the other hand, it intruded into the shelf area through the lower layer in summer, even though the intruded total volume transport across the 200 m isobath line was decreased in comparison with that in winter. What is the mechanism of summer season intrusion into the shelf area? The answer to this question was obtained from the momentum balance analysis.

Analysis of components in the momentum equations indicated that the momentum balance along 122.58°E northeast of Taiwan, where the Kuroshio mainly intruded onto the shelf area of the ECS, was highly dominated by a geostrophic balance between the pressure gradient by surface elevation and the Coriolis terms. In addition, the vertical friction terms induced by the wind stress in the meridional direction at the surface and that by the tide effect near bottom, especially shallow area north of 28°N, also contributed the momentum balance

considerably. The horizontal and vertical advection terms became significant near the shelf break where the Kuroshio turns to the east and some of it upwells onto the shelf.

After all, the characteristic intrusion from the Kuroshio to the shelf area of the ECS north of 28° N in summer was mainly forced by the dominant northeastward geostrophic current, i.e., the transport from the Taiwan Strait increasing in summer, balancing the pressure gradient force by surface elevation and the Coriolis force. Meanwhile, near bottom, northward transport in the bottom Ekman layer, formed by strong vertical friction, effectively allowed the Kuroshio-originated water to intrude onto the shelf area of the ECS through lower layer in summer. The intruded water would be upwelled by the several mechanisms such as bottom friction layer, bottom topography, encroachment of the Taiwan Warm Current, and density gradient by the Changjiang discharge (Hu, 1994; Zhu, 2003; Lü *et al.*, 2006) near the Chinese coast, or by horizontal divergence of the Changjiang Dilute Water (CDW) on the central ECS (Matsuno *et al.*, 2006). Thus, as suggested by Matsuno *et al.* (2006), it is expected that, due to the vertical process, the intruded Kuroshio water could contribute to increase the salinity of the CDW and also provide the nutrients into the euphotic zone resulting in biological production in the shelf region of the ECS.

By means of Exp. 3 which released the tracer at the inflow open boundaries simultaneously, residence time of the Yellow Sea water was estimated for both cases with and without consideration of tide effect. The results showed remarkable difference indicating that the numerical simulation without tide effect could greatly reduce the residence time in the Yellow Sea, making the circulation in the Yellow Sea too strong. In the case with consideration of tide, the residence time was 5.3 years and 4.7 years for inclusion and exclusion of the Bohai Sea, respectively. Meanwhile, in the case without consideration of tide, the results showed 2.6 years and 1.7 years, respectively. The results emphasized that the consideration of tide effect is indispensable to the numerical simulation in the Yellow and East China Seas.

The passive tracer experiments revealed that, all

the year round, the Kuroshio water intrudes onto the ECS shelf northeast of Taiwan deeper than 100 m; through both upper and lower layers in winter and through just lower layer in summer. Moreover, in spite of increasing volume transport from the Taiwan Strait in summer, transport of intrusion through the lower layer did not change greatly. The basic causes of the Kuroshio intrusion across 200 m isobath line are possibly due to the following reasons.

1. Difference of water depth between the Taiwan Strait and the northeast of Taiwan.

: The Taiwan Strait is generally shallower than 60 m, while a broad area deeper than 100 m is located at the northeast of Taiwan.

2. Density difference between the Taiwan Strait water and the Kuroshio subsurface water, and the seasonal variation of the volume transport from the Taiwan Strait.

: In winter, the Taiwan Strait water becomes dense by strong cooling, so that it may flow into the deeper area (over 100 m) northeast of Taiwan. However, the volume transport from the Taiwan Strait is reduced, so that the Taiwan Strait water can not occupy the northeast of Taiwan, and instead, the Kuroshio water intrudes onto the deeper area northeast of Taiwan. In summer, even though the transport from the Taiwan Strait is increased, its density become light due to inflow of the fresh South China Sea water and surface heating, so that the light Taiwan Strait water can not also occupy the deeper area of northeast of Taiwan.

Due to these reasons, the Kuroshio water occupies the lower layer northeast of Taiwan all the year round. Thus, when the current from the Taiwan Strait is increased in the summer season, the intruded Kuroshio water is forced to flow northward into the submerged river valley off Changjiang in the bottom Ekman layer. In this way, the cold, saline Kuroshio water forms the TWC deep water.

In this study, the intrusion pattern from the Kuroshio was confirmed by passive tracer experiments using a numerical model. The model only considered the local tide effect by simple parameterization which excludes the effect of the tidal residual current. In order to implement several

cases, the model resolution was kept relatively low compared with previous studies, such as Guo *et al.* (2003, 2006) and Isobe and Beardsley (2006). However, this model has the advantage of simulating realistic motion on steep topography and the results have similar patterns to previous model studies and observations. In order to verify the model results, more observations at the lower layer of the shelf region of ECS are needed.

Acknowledgement

I would like to express my deepest gratitude to my supervisor, Prof. Takeshi Matsuno for his continuous advice and encouragement.

Great thanks go to the members of the committee, Prof. Tetsuo Yanagi, Prof. Naoki Hirose and Prof. Yuji Ohya for their helpful comments on this thesis.

I also wish to thank Professor Jong-Hwan Yoon in Research Institute for Applied Mechanics (RIAM), Kyushu University, for providing me with the 3-D ocean model, RIAMOM. Thanks are also due to Prof. Tomoharu Senjyu, Prof. Atsuhiko Isobe (Kyushu University, Japan), Prof. Ho-Jin Lee (Korea Maritime University, Korea), and Prof. Xinyu Guo (Ehime University, Japan) for their valuable comments on this study.

My appreciation also goes to my fellow Ph.D. students and previous researchers in RIAM who shared a lot of time with me.

Special thanks are due to Drs. Kosei Komatsu, Manabu Shimizu, Hideki Akiyama and Kuniaki Miyaji in Fisheries Research Agency (FRA) for giving me a chance to work and extend my knowledge. My thanks go to everyone else in the group for their careful concern and encouragement.

Finally, I am deeply grateful to my family.

References

- An H.-S., 1977: A numerical experiment of the M2 tide in the Yellow Sea. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **33**, 103-110.
- Baines B. G., 1982: On internal tide generation models. *Deep-Sea Res.*, **29**, 307-338.
- Barnier B., Siefridt L., and Marchesiello P., 1995: Thermal forcing for a global ocean circulation

- model using a three-year climatology of ECMWF analyses. *J. Mar. Sys.*, **6**, 363–380.
- Beardsley R. C., Limeburner R., Yu H. and Cannon G. A., 1985: Discharge of the Changjiang (Yangtze River) into the East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, **4**, 57–76.
- Boyer T. P., Stephens C., Antonov J. I., Conkright M. E., Locarnini R. A., O'Brien T. D., and Garcia H. E., 2002: *World Ocean Atlas 2001*, vol. 2, *Salinity, Tech. Rep., Atlas NESDIS*, **50**, 165 pp., Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Washington, D.C.
- Chang K.-I., Suk M.-S., Pang I.-C., and Teague W. J., 2000: Observations of the Cheju Current. *J. Korean Soc. Oceanogr.*, **35**, 129–152.
- Chang P.-H. and Isobe A., 2003: A numerical study on the Changjiang Diluted Water in the East and Yellow China seas. *J. Geophys. Res.*, **108**, No. C9, 3299, doi:10.1029/2002JC001749.
- Chang P.-H. and Isobe A., 2005: Interannual variation of freshwater in the Yellow and East China Seas: Roles of the Changjiang discharge and wind forcing. *J. Oceanogr.*, **61**, 817–834.
- Chao S.-Y., 1990: Circulation of the East China Sea, a numerical study. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 273–295.
- Chen C., Beardsley R. C., Limeburner R., and Kim K., 1994: Comparison of winter and summer hydrographic observations in the Yellow and East China Seas and adjacent Kuroshio during 1986. *Cont. Shelf Res.*, **14**, 909–929.
- Chen C.-T. A., 1996: The Kuroshio intermediate water is the major source of nutrients on the East China Sea continental shelf. *Oceanogr. Acta*, **19**, 523–527.
- Chen C.-T. A., 2005: Tracing tropical and intermediate waters from the South China Sea to the Okinawa Trough and beyond. *J. Geophys. Res.*, **110**, No. C5, C05012, doi:10.1029/2004JC002494.
- Chen C.-T. A., Ruo R., Pai S. C., Liu C. T., and Wong G. T. F., 1995: Exchange of water masses between the East China Sea and the Kuroshio off northeastern Taiwan. *Cont. Shelf Res.*, **15**, 19–39.
- Chen C.-T. A. and Huang M.-H., 1996: A mid-depth front separation the South China Sea water and the West Philippine Sea water. *J. Oceanogr.*, **52**, 17–25.
- Chen C.-T. A. and Wang S.-L., 1998: Influence of intermediate water in the western Okinawa Trough by the outflow from the South China Sea. *J. Geophys. Res.*, **103**, No. C6, 12,683–12,688.
- Chen C.-T. A. and Wang S.-L., 1999: Carbon, alkalinity and nutrient budgets on the East China Sea continental shelf. *J. Geophys. Res.*, **104**, No. C9, 20675–20686.
- Chen C.-T. A. and Sheu D. D., 2006: Does the Taiwan Warm Current originate in the Taiwan Strait in wintertime?, *J. Geophys. Res.*, **111**, C04005, doi:10.1029/2005JC003281.
- Chen X., 2004: Analysis of the circulation on the East-Chinese Shelf and the adjacent Pacific Ocean. PhD. Thesis, Hamburg University.
- Chen X., Qiao F., Ge R., Xia C., and Yuan Y., 2006: Development of subsurface warm water in the East China Sea in fall. *J. Geophys. Res.*, **111**, C11S10, doi:10.1029/2005JC003163.
- Chern C.-S. and Wang J., 1990: On the Kuroshio branch current north of Taiwan. *Acta Oceanogr. Taiwan.*, **25**, 55–64.
- Chern C.-S., Wang J., and Wang D.-P., 1990: The exchange of Kuroshio and East China Sea shelf water. *J. Geophys. Res.*, **95**, 16017–16023.
- Chern C.-S. and Wang J., 1992: The influence of Taiwan Strait waters on the circulation of the southern East China Sea. *La Mer*, **30**, 223–228.
- Choi B.-H., 1980: A tidal model of the Yellow Sea and the Eastern China Sea. *KORDI Rep.* 80-02, 72 pp., Korea Ocean Res. and Dev. Inst. Seoul.
- Choi B.-H., 1990: Development of fine-grid numerical tidal models of the Yellow Sea and the East China Sea. *J. Korean Soc. Coast. Ocean Eng.*, **2** (4), 231–234.
- Chuang W.-S., 1985: Dynamics of subtidal flow in the Taiwan Strait. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **41**, 65–72.
- Chuang W.-S., 1986: A note on the driving mechanisms of current in the Taiwan Strait. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 355–361.
- Chuang W. S. and Liang W. D., 1994: Seasonal variability of intrusion of the Kuroshio water across the continental shelf northeast of Taiwan. *J. Oceanogr.*, **50**, 531–542.
- Fan K.-L., 1980: On upwelling off northeastern shore of Taiwan. *Acta Oceanogr. Taiwan.*, **11**, 105–117.
- Fang G., Zhao B., and Zhu Y., 1991: Water volume

- transport through the Taiwan Strait and the continental shelf of the East China Sea measured with current meters, in *Oceanography of Asian Marginal Seas*, edited by K. Takano, 345-358.
- Gong G.-C., Liu K.-K., and Pai S.-C., 1995: Prediction of nitrate concentration from two end member mixing in the southern East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, **15**, 827-842.
- Grist J. P. and Josey S. A., 2003: Inverse analysis adjustment of the SOC air-sea flux climatology using ocean heat transport constraints, *Journal of Climate*, **16**, No. 20, 3274-3295.
- Guan B. X., 1994: Patterns and structures of the currents in Bohai, Huanghai and East China Seas, In *Oceanology of China Seas, Volume 1*, ed. by D. Zhou *et al.*, Kluwer Academic Publishers, 17-26.
- Guo X. and Yanagi T., 1998: Three dimensional structure of tidal current in the East China Sea and the Yellow Sea. *J. Oceanogr.*, **54**, 651-668.
- Guo X., Hukuda H., Miyazawa Y., and Yamagata T., 2003: A triply nested ocean model for simulating the Kuroshio-Roles of horizontal resolution on JEBAR. *J. Phys. Oceanogr.*, **33**, 146-169.
- Guo X., Miyazawa Y., and Yamagata T., 2006: The Kuroshio onshore intrusion along the shelf break of the East China Sea: the origin of the Tsushima Warm Current. *J. Phys. Oceanogr.*, **36**, 2205-2231.
- Han I. S., Kamio K., Matsuno T., Manda A., and Isobe A., 2001: High frequency current fluctuations and cross-shelf flows around the pycnocline near the shelf break in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **57**, 235-249.
- Hirose N., Fukumori I., Kim C. H., and Yoon J.-H., 2005: Numerical simulation and satellite altimeter data assimilation of the Japan Sea circulation, *Deep-Sea Res. II*, **52**, 1443-1463.
- Hsu M.-K., Liu A. K., and Liu C., 2000: A study of internal waves in the China Seas and Yellow Sea using SAR. *Cont. Shelf Res.*, **20**, 389-410.
- Hsueh Y., Wang J., and Chern C. S., 1992: The intrusion of the Kuroshio by the continental shelf northeast of Taiwan. *J. Geophys. Res.*, **97**, 14323-14330.
- Hsueh Y., Lie H.-J., and Ichikawa H., 1996: On the branching of the Kuroshio west of Kyushu. *J. Geophys. Res.*, **101**, 3851-3857.
- Hu D. X., 1994: Some striking features of circulation in Huanghai Sea and East China Sea, In *Oceanology of China Seas, Volume 1*, ed. by D. Zhou *et al.*, Kluwer Academic Publishers, 27-38.
- Hu J., Kawamura H., Hong H., and Qi Y., 2000: A Review on the Currents in the South China Sea: Seasonal Circulation, South China Sea Warm Current and Kuroshio Intrusion. *J. Oceanogr.*, **56**, 607-624.
- Huang Q. Z., Wang W. Z., Li Y. S., and Li C. W., 1994: Current characteristics of the South China Sea, In *Oceanology of China Seas, Volume 1*, ed. by D. Zhou *et al.*, Kluwer Academic Publishers, 113-122.
- Huh O. K., 1982: Spring season flow of the Tsushima Current and its separation from the Kuroshio: Satellite evidence. *J. Geophys. Res.*, **87**, 9687-9693.
- Hunter J. R., 1975: A note on quadratic friction in the presence of tides. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **3**, 473-475.
- Hur H. B., Jacobs G. A., and Teague W. J., 1999: Monthly water mass analyses in the Yellow and East China Seas. *J. Oceanogr.*, **55**, 171-184.
- Ichikawa H. and Beardsley R. C., 1993: Temporal and spatial variability of volume transport of the Kuroshio in the East China Sea. *Deep-Sea Res.*, **40**, 583-605.
- Inoue N., 1975: Bottom current on the continental shelf of the East China Sea. *Mar. Sci. Mon.*, **7**, 12-18 (in Japanese with English abstract).
- Ishizaki H. and Motoi T., 1999: Reevaluation of the Takano-Oonishi scheme for momentum advection of bottom relief in ocean models. *J. of Atmos. and ocean. Tech.*, **16**, 1994-2010.
- Isobe A., 1999a: On the origin of the Tsushima Warm Current and its seasonality. *Cont. Shelf Res.*, **19**, 117-133.
- Isobe A., 1999b: The Taiwan-Tsushima Warm Current System: Its path and the transformation of the water mass in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **55**, 185-195.
- Isobe A., Fujiwara E., Chang P.-H., Sugimatsu K., Shimizu M., Matsuno T., and Manda A., 2004: Intrusion of less saline shelf water into the

- Kuroshio subsurface layer in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **60**, 853–863.
- Isobe A. and Beardsley R. C., 2006: An estimate of the cross-frontal transport at the shelf break of the East China Sea with the Finite Volume Coastal Ocean Model. *J. Geophys. Res.*, **111**, C03012, doi:10.1029/2005JC003290
- Ito T., Kaneko A., Tsubota H. and Gohda N., 1994: The characteristic distribution of silica over the East China Sea shelf slope. *J. Oceanogr.*, **50**, 465–477.
- Jacobs G. A., Hur H. B., and Riedlinger S. K., 2000: Yellow and East China Seas response to winds and currents, *J. Geophys. Res.*, **105**, 21,947–21,968.
- James I.D., 1977: A model of the annual cycle of temperature in the frontal region of the Celtic Sea. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **5**, 339–353.
- James I.D., 1978: A note on the circulation induced by a shallow-sea front. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **7**, 197–202.
- James C., Winbush M., and Ichikawa H., 1999: Kuroshio meanders in the East China Sea. *J. Phys. Oceanogr.*, **29**, 259–272.
- Jan S., Sheu D. D., and Kuo H.-M., 2006: Water mass and throughflow transport variability in the Taiwan Strait, *J. Geophys. Res.*, **111**, C12012, doi:10.1029 /2006JC003656.
- Kang S. K., Lee S. R., Yum K. D., and Jung K. T., 1991: Tidal computation of the East China Sea, the Yellow Sea and the East Sea. in *Oceanography of Asian Marginal Seas*, edited by K. Takano, Ed., 25–48.
- Kang S. K., Foreman M. G. G., Lie H., Lee J., Cherniawsky J., and Yum K., 2002: Two-layer tidal modeling of the Yellow and East China Seas with application to seasonal variability of the M_2 tide, *J. Geophys. Res.*, **107**, No. C3, doi:10.1029/2001JC000838.
- Katoh O., Teshima K., Kubota K. and Tsukiyama K., 1996a: Downstream transition of the Tsushima Current west of Kyushu in summer. *J. Oceanogr.*, **52**, 93–108.
- Katoh O., Teshima K., Abe O., Fujita H., Miyaji K., Morinaga K., and Nakagawa N., 1996b: Process of the Tsushima Current formation revealed by ADCP measurements in summer. *J. Oceanogr.*, **52**, 491–507.
- Katoh O., Morinaga K., and Nakagawa N., 2000: Current distributions in the southern East China Sea in summer. *J. Geophys. Res.*, **105**, No. C4, 8565–8573.
- Kuroda Y. and Mitsudera H., 1995: Observation of internal tides in the East China Sea with an Underwater Sliding Vehicle. *J. Geophys. Res.*, **100**, 10801–10816.
- Large W. G. and Pond S., 1981: Open ocean momentum flux measurement in moderate to strong winds. *J. Phys. Oceanogr.*, **11**, 324–336.
- Larsen L. H., Cannon G. A., and Choi B. H., 1985: East China Sea tide currents. *Cont. Shelf Res.*, **4**, 77–103.
- Lee H. J., Jung K. T., Foreman M. G. G., and Chung J. Y., 2000: A three-dimensional mixed finite-difference Galerkin function model for the oceanic circulation in the Yellow and the East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, **20**, 863–895.
- Lee H. J., Yoon J. H., Kawamura H., and Kang H. W., 2003: Comparison of RIAMOM and MOM in modelling the East Sea/Japan Sea circulation, *Ocean Polar Res.*, **25**, 287–302.
- Lee H.-C., Rosati A. and Spelman M. J., 2006: Barotropic tidal mixing effects in a coupled climate model: Oceanic conditions in the Northern Atlantic. *Ocean Modell.*, **11**, 464–477.
- Lee J. H., Lozovatsky I., Jang S.-T., Jang C. J., Hong C. S., and Fernando H. J. S., 2006: Episodes of nonlinear internal waves in the northern East China Sea, *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L18601, doi:10.1029/2006GL027136.
- Lee S.-H. and Beardsley R. C., 1999: Influence of stratification on residual tidal currents in the Yellow Sea. *J. Geophys. Res.*, **104**, 156679–156701.
- Lee T. N., Johns W. E., Liu C.-T., Zhang D., Zantopp R., and Yang Y., 2001: Mean transport and seasonal cycle of the Kuroshio east of Taiwan with comparison to the Florida Current. *J. Geophys. Res.*, **106**, No. C10, 22143–22158.
- Liang W. D., Tang T. Y., Yang Y. J., Ko M. T., and Chuang W. S., 2003: Upper-ocean currents around Taiwan. *Deep Sea Res. II*, **50**, 1085–1105.
- Lie H.-J. and Cho C.-H., 1994: On the origin of the Tsushima Warm Current. *J. Geophys. Res.*, **99**, 25081–25091.

- Lie H.-J., Cho C.-H., Lee J.-H., Niller P., and Hu J.-H., 1998: Separation of the Kuroshio water and its penetration onto the continental shelf west of Kyushu. *J. Geophys. Res.*, **103**, No. C2, 2963-2976.
- Lie H.-J., Cho C.-H., Lee J.-H., Lee S., Tang Y., and Zou E., 2001: Does the Yellow Sea Warm Current really exist as a persistent mean flow?. *J. Geophys. Res.*, **106**, No. C10, 22,199-22,210.
- Lie H.-J., Cho C.-H., Lee J.-H., and Lee S., 2003: Structure and eastward extension of the Changjiang River plume in the East China Sea. *J. Geophys. Res.*, **108**, No. C3, 3077, doi:10.1029/2001JC001194.
- Lin C.-Y., Shyu C.-Z., and Shih W.-H., 1992: The Kuroshio fronts and cold eddies off northeastern Taiwan observed by NOAA-AVHRR imageries. *Terr. Atmos. Oceanic Sci.*, **3**, 225-242.
- Liu A. K., Chang Y. S., Hsu M.-K., and Liang N. K., 1998: Evolution of nonlinear internal waves in the East and South China Seas. *J. Geophys. Res.*, **103**, 7995-8008.
- Liu K.-K., Gong G.-C., Shyu C.-Z., Pai S.-C., Wei C.-L., and Chao S.-Y., 1992a: Response of Kuroshio upwelling to the onset of the northeast monsoon in the sea north of Taiwan: Observations and a numerical simulation. *J. Geophys. Res.*, **97**, No. C8, 12511-12526.
- Liu K. K., Gong G. C., Lin S., Shyu C. Z., Yang C. Y., Wei C. L., Pai S. C., and Wu C. K., 1992b: The year-round upwelling at the shelf break near the northern tip of Taiwan as evidenced by chemical hydrography. *Terr. Atmos. Oceanic Sci.*, **3**, 234-276.
- Liu K.-K., Tang T.-Y., Gong G.-C., Chen L.-Y., and Shiah F.-K., 2000: Cross-shelf and along-shelf nutrient fluxes derived from flow fields and chemical hydrography observed in the southern East China Sea off northern Taiwan. *Cont. Shelf Res.*, **20**, 493-523.
- Lü X., Qiao F., Xia C., Zhu J., and Yuan Y., 2006: Upwelling off Yangtze River estuary in summer. *J. Geophys. Res.*, **111**, C11S08, doi:10.1029/2005JC003250.
- Mao H. L., Ren Y. W. and Wan K. M., 1964: A preliminary investigation on the application of using *T-S* diagrams for the quantitative analysis of the water masses in the shallow water area. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **6**, 1-22.
- Matsumoto K., Takanezawa T., and Ooe M., 2000: Ocean tide models developed by assimilating TOPEX/POSEIDON altimeter data into hydrodynamical model: a global model and a regional model around Japan. *J. Oceanogr.*, **56**, 567-581.
- Matsuno T., Hibiya T., Kanari S., and Kobayashi C., 1997: Small scale internal waves and turbulent fluctuations near the continental shelf break in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **53**, 259-269.
- Matsuno T., Shimizu M., Morii Y., Nishida H., and Takaki Y., 2005: Measurements of the Turbulent Energy Dissipation Rate around the Shelf Break in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **61**, 1029-1037.
- Matsuno T., Lee J.-S., Shimizu M., Kim S.-H., and Pang I.-C., 2006: Measurements of the turbulent energy dissipation rate ϵ and an evaluation of the dispersion process of the Changjiang Diluted Water in the East China Sea. *J. Geophys. Res.*, **111**, C11S09, doi:10.1029/2005JC003196.
- Mellor G. L., 1991: An equation of state for numerical models of oceans and estuaries. *J. Atmos. Oceanic Technol.*, **8**, 609-611.
- Mertz G. and Wright D. G., 1992: Interpretations of the JEBAR Term. *J. Phys. Oceanogr.*, **22**, 301-305.
- Munk W. H. and Anderson E. R., 1948: Notes on a theory of the thermocline. *J. Mar. Res.*, **7**, No. 3, 276-295.
- Na J. Y. and Seo J. W., 1998: The sea surface winds and heat fluxes in the East Asian marginal seas (a booklet for the data contained in the CD-ROM, pp. 53).
- Nitani H., 1972: Beginning of the Kuroshio, In *Kuroshio, Its Physical Aspects*, ed. by H. Stommel and K. Yoshida, Univ. Tokyo Press, Tokyo, 129-163.
- Noh Y., Jang C. J., Yamakata T., Chu P. C., and Kim C.-H., 2002: Simulation of more realistic upper-ocean processes from an OGCM with a new ocean mixed layer model. *J. Phys. Oceanogr.*, **32**, 1284-1307.
- Nozaki Y., Tsubota H. and Kasemsupaya V., 1991: Residence time of surface water and particulate reactive ²¹⁰Pb and ²¹⁰Po in the East China and

- Yellow Seas. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **55**, 1265-1272.
- Oka E. and Kawabe M., 1998: Characteristics of variations of water properties and density structure around the Kuroshio in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **54**, 605-617.
- Pang I.-C., Hong C.-S., Chang K.-I., Lee J.-C., and Kim J.-T., 2003: Monthly variation of water mass distribution and current in the Cheju Strait. *J. Korean Soc. Oceanogr.*, **38**, 87-100.
- Pohlmann T., 1999: Discussion of the JBAR term — Derivation, Interpretation and Application to the Northeastern Atlantic Shelf. *Report of European Communities*.
- Qiu B. and Imasato N., 1990: A numerical study on the formation of the Kuroshio Counter Current and the Kuroshio Branch Current in the east China Sea. *Cont. Shelf Res.*, **10**, 165-184.
- Sarkisyan A. S. and Ivanov V. F., 1971: The combined effect of baroclinicity and bottom relief as an important factor in the dynamics of ocean currents (AGU translation). *Izv. Acad. Sci. USSR, Atmos. Oceanic Phys.*, 173-188.
- Seung Y. H., 1999: A geostrophic adjustment model of shelfward intrusion of oceanic upper water across a depth discontinuity: implication to the Kuroshio region. *Cont. Shelf Res.*, **19**, 247-269.
- Shaw P. T. and Chao S. Y., 1994: Surface circulation in the South China Sea. *Deep Sea Res.*, **1**, **41**, 1663-1683.
- Stephens C., Antonov J. I., Boyer T. P., Conkright M. E., Locarnini R. A., O'Brien T. D., and Garcia H. E., 2002: *World Ocean Atlas 2001*, vol. 1, *Temperature*, *Tech. Rep.*, *Atlas NESDIS*, **49**, 167 pp., Natl. Ocean and Atmos. Admin., Washington, D.C.
- Su J.-L., Pan Y.-Q., and Liang X.-S., 1994: Kuroshio intrusion and Taiwan warm current, In *Oceanology of China Seas, Volume 1*, ed. by D. Zhou *et al.*, Kluwer Academic Publishers, 59-70.
- Su Y. S. and Weng X. C., 1994: Water masses in China Seas, In *Oceanology of China Seas, Volume 1*, ed. by D. Zhou *et al.*, Kluwer Academic Publishers, 3-16.
- Sugimoto Y., Kimura S., and Miyaji K., 1988: Meander of the Kuroshio front and current variability in the East China Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **44**, 125-135.
- Takikawa T. and Yoon J.-H., 2005: Volume transport through the Tsushima Straits estimated from sea level difference. *J. Oceanogr.*, **61**, 699-708.
- Tang T. Y. and Yang Y. J., 1993: Low frequency current variability on the shelf break northeast of Taiwan. *J. Oceanogr.*, **49**, 193-210.
- Tang T. Y., Hsueh Y., Yang Y. J., and Ma J. C., 1999: Continental slope flow northeast of Taiwan. *J. Phys. Oceanogr.*, **29**, 1353-1362.
- Tang T. Y., Tai J. H., and Yang Y. J., 2000: The flow pattern north of Taiwan and the migration of the Kuroshio. *Cont. Shelf Res.*, **20**, 349-371.
- Teague W. J., Jacobs G. A., Ko D. S., Tang T. Y., Chang K. I., and Suk M. S., 2003: Connectivity of the Taiwan, Cheju, and Korea Straits. *Cont. Shelf Res.*, **23**, 63-77.
- Uda M., 1934: Hydrographical researches on the normal monthly conditions in the Japan Sea, the Yellow Sea, and the Okhotsk Sea. *J. Imp. Fish. Exp. Sta.*, **5**, 191-236 (in Japanese).
- Wang Y. H., Jan S., and Wang D. P., 2003: Transports and tidal current estimates in the Taiwan Strait from the shipboard ADCP observations (1999-2001). *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.*, **57**, 193-199.
- Webb D. J., Cuevas B. A., and Richmond C. S., 1998: Improved advection schemes for ocean models. *J. of Atmos. and Ocean. Tech.*, **15**, 1171-1187.
- Wyrtki K., 1961: Physical oceanography of the southeast Asia waters. Scientific results of marine investigations of the South China Sea and Gulf of Thailand. 1959-1961. Naga Report, 2, 195 pp.
- Yanagi T., Morimoto A. and Ichikawa K., 1997: Co-tidal and co-range charts for the East China Sea and the Yellow Sea derived from satellite altimetric data. *J. Oceanogr.*, **53**, 303-310.
- Yanagi T., Shimizu T., and Lie H.-J., 1998: Detailed structure of the Kuroshio frontal eddy along the shelf edge of the East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, **18**, 1039-1056.
- You S.-H. and Yoon J.-H., 2004: Modeling of the Ryukyu Current along the Pacific side of the Ryukyu Islands. *Pacific Oceanology*, **2**, 44-51.
- Zhu J., 2003: Dynamic mechanism of the upwelling on the west side of the submerged river valley

- off the Yangtze mouth in summertime. *Chin. Sci. Bull.*, **48**, 2754-2758.
- Zhu J., Chen C., Ding P., Li C., and Lin H., 2004: Does the Taiwan warm current exist in winter?, *Geophys. Res. Lett.*, **31**, L12302, doi:10.1029/2004GL019997.
- Zhu J., Ding P., Hu S., and Yang L., 2001: Observation of the Changjiang diluted water, plume front and upwelling off the Changjiang mouth during August 2000. In *Proceedings of the 11th PAMS/JECSS Workshop*, Cheju, Korea.

ハタ類3種（ヤイトハタ *Epinephelus malabaricus*, キジハタ *Epinephelus akaara*, スジアラ *Plectropomus leopardus*）の初期減耗要因の解明に関する研究^{*1}

與世田兼三^{*2}

Studies on early mass mortality during hatchery rearing of three grouper species, Malabar grouper *Epinephelus malabaricus*, red spotted grouper *Epinephelus akaara*, and leopard coral grouper *Plectropomus leopardus*

Kenzo YOSEDA

Abstract : Some grouper species belonging to the genera of *Epinephelus* and *Plectropomus*, studies for aquaculture and stock enhancement in various countries have been undertaken because these species have a high economic importance for fisheries. However, mass-scale rearing of grouper species has not been successful compared to other target aquaculture species such a red sea bream *Pagrus major* and Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* owing to an unknown cause of early mass mortality. For this reason, the cause and mechanism of the early mortality during endogenous nutrition and initiation of exogenous nutrition is urgently required to elucidate making improve on early survival under mass-scale rearing.

In the present study, three species of hatchery-reared grouper, Malabar grouper *Epinephelus malabaricus*, red spotted grouper *Epinephelus akaara*, and leopard coral grouper *Plectropomus leopardus* were studied to elucidate the cause of early mass mortality under rearing conditions. The duration of absorption time in endogenous nutrition ranged from 0 to 28 hours after the onset of feeding, but that of the other five target species is longer than grouper and ranged from 43.5 to 90.5 hours. It means that larvae of grouper are characterized by the earliest exhaustion of the endogenous nutrition and for that reason the shortest time leeway to the onset of feeding. Moreover, the negative growth point exactly coincides with the time at which the larvae completely consumed the oil globule in the present study, and they also possess very short periods for resistance of food deprivation from the onset of feeding on 6 hours in the present study. These results indicate that early mass mortality of grouper species occurs due to food deprivation depending on unsuitable rearing environmental conditions related with first-feeding during the period that endogenous reserves still remain and/or immediately after they are exhausted. Based on these results, I conclude here that the most important matter to improve the mass-scale early survival in grouper species is to keep and maintain optimum environmental conditions such a water temperature, photoperiod, aeration, light intensity, and circulation methods in tanks related with the first-

2007年12月13日受理 (Received on December 13, 2007)

*1 京都大学審査学位論文 (掲載するに際し投稿規定に沿って一部修正した)

*2 西海区水産研究所石垣支所 〒907-0451 沖縄県石垣市梶海大田148-446 (Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 148-446, Fukaiohta, Ishigaki, Okinawa 907-0451, Japan)

feeding stage during the “critical point”. Such an experimental design and approach demonstrated in the present study is available to clarify the early stage of mortality not only new aquaculture target species but also natural larvae when and why the early mortality occurs.

Key words : Hatchery-reared grouper, *Epinephelus malabaricus*, *Epinephelus akaara*, *Plectropomus leopardus*, mass mortality

目 次

緒 言

- 第1章 異なる水温と初回摂餌の遅れがヤイトハタ仔魚の摂餌, 成長, および生残に及ぼす影響
- 第2章 初回摂餌の遅れがキジハタ仔魚の摂餌, 成長, および生残に及ぼす影響
- 第3章 異なる水温と初回摂餌の遅れがスジアラ仔魚の摂餌成長, および生残に及ぼす影響
- 第4章 サイズの異なる2タイプのワムシがスジアラ仔魚の初期摂餌と初期生残に及ぼす影響
- 第5章 異なる日周条件がスジアラ仔魚の初期摂餌, 初期生残, および消化酵素活性に及ぼす影響
- 第6章 総合考察; ハタ類の初期減耗の機序

謝 辞

文 献

緒 言

ハタ科 Serranidae の魚類は温帯, 亜熱帯, および熱帯海域に広く分布 (片山, 1984; Randall, 1990; 瀬能, 1993; 益田・小林, 1994) し, 中でもマハタ属 *Epinephelus* とスジアラ属 *Plectropomus* に属する幾つかの魚種は経済的な価値が高いことから増養殖に関する数多くの研究が日本のみならず, 東南アジアなどの諸外国でも行われてきた。本研究で対象としたハタ類はマハタ属のヤイトハタ *Epinephelus malabaricus* とキジハタ *Epinephelus akaara*, およびスジアラ属のスジアラ *Plectropomus leopardus* の3種である。以下にこれら3種の特徴と研究背景を紹介する。

ヤイトハタはマハタ属の中では全長1m以上に達する大型のハタ類である。本種は西太平洋から西アフリカおよび紅海に分布する (Randall, 1990)。沖縄県で本種は最も重要な養殖対象種の一つとされており (中村ら, 2005), また, 台湾でも積極的に養殖が行われており生産された種苗は東南アジアなどへ輸出されている (Liao *et al.*, 2001)。本種については飼育条件下における自然産卵と初期生活史 (濱本ら, 1986),

栄養要求 (Chen and Tsai, 1993; Shiau and Lan, 1999; Wu *et al.*, 2002) などに関する研究が行われてきた。

キジハタはマハタ属の中では全長60cm程度の小型種に類別される。本種は青森県以南から瀬戸内海, さらに朝鮮半島南部や中国沿岸域にかけて広く分布する (片山, 1984; 瀬能, 1993; 益田・小林, 1994)。

関西方面ではアコウと称され美味であることから刺身や鍋物の食材として古くから珍重されてきた重要な沿岸漁業資源の1つであるが, 近年その漁獲量が激減している (中国四国農政局統計情報部, 2001)。本種は美味で市場での経済価値が高いために, 古くから増養殖に関する研究が行われており, これまでに産卵と卵発生および鰭条の発達 (萱野・尾田, 1991; 萱野・水戸, 1993; 鶴川ら, 1996; 萱野, 1996; 萱野ら, 1998; Kusaka *et al.*, 2001; Okumura *et al.*, 2002), 粘液細胞の発達 (Kaji *et al.*, 1995), 種苗生産 (福永ら, 1990; 萱野・丁, 1990; 萱野・何, 1997; Yamaoka *et al.*, 2000), および資源添加 (萱野ら, 1998; 萱野, 2001; 奥村ら, 2002; 奥村ら, 2003) 等に関する報告がある。

スジアラは, 本邦南西諸島から西部オーストラリア, およびインド洋に分布するスジアラ属の魚類である (片山, 1984; Randall, 1990; 瀬能, 1993)。本種は, サンゴ礁域で主に一本釣りや夜間の矛突き漁などによって漁獲され, 市場ではハタ類の中で最も高値で取り引きされている重要な沿岸漁業資源の1つである。本種については, 水槽内での産卵生態 (照屋ら, 1992; 山本・與世田, 2005), 卵内発生と仔稚魚の形態変化 (Masuma *et al.*, 1993; Dody *et al.*, 2002), およびワムシに対する仔魚の摂餌選択性 (升間・竹内, 2001) などに関する研究が行われてきた。

上述したように, これらのハタ類3種は経済的な価値が高いために種苗生産あるいは養殖に関する研究が行われてきたが, ハタ類は開口時から10日齢前後に生じる大きな初期減耗が量産化を阻む問題とされてきた (鶴川ら, 1966; Hussain and Higuchi, 1980; 辻ヶ堂・林, 1982; 濱本ら, 1986; 多和田, 1989; Fukuhara, 1989; 北島, 1991; Duray *et al.*, 1996, 1997; 萱野・何, 1997; Toledo *et al.*, 1997; Okumura, 1997; Sawada *et*

al., 1999; Yamaoka *et al.*, 2000; Toledo *et al.*, 2002; 上橋ら, 2003; 照屋, 2003; 照屋・與世田, 2006)。一般的に魚類の仔魚期に生じる大量減耗は初回摂餌と密接に関わっていると推察されている (Lasker, 1962; Blaxter and Hempel, 1963; Laurence, 1973; Wiggins *et al.*, 1985; Kohno *et al.*, 1994; Kohno *et al.*, 1997; Kohno, 1998)。これらの論文では、卵黄と油球を吸収する時間が初期減耗と密接に関与していると考察されている。とりわけ、ハタ類の初期減耗に関しては内部栄養と骨格系の発達 (Kohno *et al.*, 1994; Kohno *et al.*, 1997; Kohno, 1998)、餌サイズ・密度、水温、照度条件 (Toledo *et al.*, 1997, 2002, 2004; 萱野・何, 1997; Yamaoka *et al.*, 2000; 田中ら, 2005; 照屋・與世田, 2006) などの観点から調べられてきた。これらの研究は、ハタ類では内部栄養から外部栄養に切り替わる所謂“critical point”の摂餌状態が生残に大きな影響を及ぼす可能性を示唆している。しかし、ハタ類の種苗生産工程下における初期減耗と密接に関わっていると推察されている内部栄養期の発達過程と初回摂餌を含む外部栄養に切り替わる転換期との関係は明らかにされていない。

本研究では、上述したハタ類 3 種の内部栄養から外部栄養に切り替わるまでの転換期に焦点を絞って内部栄養の吸収過程を調べた。また、その知見に基づいて、初回摂餌の遅れがハタ類の初期減耗にどのように関与しているかを調べ、ハタ類の減耗機序を解明して、ハタ類の初期生残の向上を目的とした。第 1 章ではヤイトハタ、第 2 章ではキジハタ、第 3 章ではスジアラを例にとって、各魚種の内部栄養の吸収過程と初回摂餌の遅れがその後の仔魚の成長と生残に及ぼす影響を調べた。第 4 章と第 5 章ではスジアラを研究材料とし、初期生残を向上させるための実用化試験に取り組んだ。第 6 章ではこれらの結果を取り纏め、研究対象としたハタ類 3 種における初期減耗の発現機序と初期生残の向上に関して総合的な考察を行うと共に、今後に残された研究課題について論述した。

第 1 章 異なる水温と初回摂餌の遅れがヤイトハタ *Epinephelus malabaricus* 仔魚の成長に及ぼす影響

ヤイトハタは西太平洋から東アフリカおよび紅海に分布する大型のハタの仲間である (Randall, 1990)。本種は日本では沖縄で (中村ら, 2005)、また、東南アジアでは特に台湾で重要な養殖対象種として位置づけられている (Liao *et al.*, 2001)。沖縄県水産試験場八重山支場では 1997 年に平均全長 35mm で 24 万尾の種

苗生産に成功しているが (金城ら, 1999)、原因不明の初期減耗によって取り揚げ時の生残率は 0.7~18.4% と安定していない。

本章では、ヤイトハタ仔魚の内部栄養から外部栄養に切り替わるまでの栄養転換期に異なる水温での内部栄養の吸収過程を調べ、その結果に基づき、初回摂餌の遅れがその後の仔魚の成長と生残、および回復可能な飢餓耐性に及ぼす影響について調べた。

材料と方法

親魚と採卵

親魚の養成は沖縄県水産試験場八重山支場で 200kL 水槽 1 面を用いて行い、性比不明の 18 尾 (平均体重 20.6kg) を産卵に供した。水温試験と初回摂餌試験の実験に用いた受精卵は、いずれも沖縄県水産試験場八重山支場で養成した親魚から自然産卵で得られたものを供した。本種の水槽内での産卵は 18~20 時に観察され、産卵自体は約 1 時間で終息する。自然産卵で得られた卵は、産卵翌朝に回収し、受精卵と未受精卵 (沈卵) に分け、受精卵のみを二重のビニール袋へ海水とともに約 10,000 粒 / L の密度で収容して純酸素を封入し、20L 容量の発泡スチロール箱 (実水量 10L) に梱包して (社) 日本栽培漁業協会八重山事業場 (現、(独) 水産総合研究センター八重山栽培漁業センター; 以下、八重山栽培漁業センター) まで約 0.5 時間かけて輸送した。

水温試験に用いた受精卵は 2001 年 6 月 17 日に、また、初回摂餌試験に供したものは 2002 年 6 月 21 日に得られたものである。水温試験に供した卵の平均卵径と標準偏差は $923 \pm 17.6 \mu\text{m}$ ($n=50$) であった。これらの受精卵を 1 kL 黒色ポリエチレン水槽 3 面へそれぞれ 25,000 粒 / kL の密度で収容した。初回摂餌試験では 500L 黒色ポリエチレン水槽 (サンプリング水槽) 6 面へ受精卵をそれぞれ 2,1250 粒 / 水槽の密度で、また、試験終了時の生残と成長を調べる 100L ポリエチレン水槽 6 面には 1 日齢のふ化仔魚をそれぞれ 3,339 尾ずつ収容した。収容した仔魚の全長と標準偏差は $2.75 \pm 0.07\text{mm}$ ($n=22$) であった。

1. 異なる水温条件下でのヤイトハタ仔魚の内部栄養吸収と発育過程

試験区の設定 異なる水温における本種仔魚の内部栄養吸収過程を調べるために水温 25、28、および 31℃ の 3 試験区を設定し、25,000 粒の受精卵を 1 kL 水槽 3 面へそれぞれ収容した。なお、産卵水温と設定水温の温度差があった水温 25℃ と 31℃ 区の受精卵は 10L 容量のビニール袋に入れて、1 kL 水槽へ浮かべ、約 1

時間経過後にビニール袋から1 kL 水槽へ海水とともに移した。各試験水槽へ収容後は温度変化を一切与えていない。受精卵収容時の発育ステージは濱本ら(1986)に従うと胚体形成のGステージであった。本試験は50%の個体がふ化した時点から試験を開始し、油球の割合がふ化時に比べて1%未満となった時点で試験終了とした。なお、ここでは50%の仔魚が開口した時間を開口時間と定義し、ふ化後の時間をHAHと略記し、さらに試験開始後の経過時間(HAH)についてはふ化後を基準とした。

仔魚の飼育方法 試験は八重山栽培漁業センターで2001年6月17日～6月21日にかけて1 kL ポリエチレン水槽3面を用いて実施した。各試験水槽の上部に60Wの蛍光電球1個を吊るし、いずれの試験区も24時間の恒明条件とした。また、水槽上面あるいは天井部には遮光率99%の寒冷紗を設置し直射日光を遮断した。恒明条件にした理由は光刺激に由来する仔魚の浮上死亡を回避させるためである(Yamaoka *et al.*, 2000)。通気量は微量に調整し、海水の注水量は5～10 mL/分で管理した。水温25℃区は2.2 kWの冷却機(TC-2200E, 山一製作所)を、また、水温28℃区と31℃区では1 kWのヒーターとサーモスタットを用いて調温した。試験期間中の各区の水温は25℃区が 25.2 ± 0.6

℃, 28℃区が 28.1 ± 0.2 ℃, および30℃区が 31.0 ± 0.3 ℃となり、ほぼ設定水温を維持できた。

ヤイトハタ仔魚を安静状態に保ち、飼育水中のワムシの飢餓を防止する目的で、卵収容時から試験終了時まで、市販の濃縮ナンノクロロプシス *Nannochloropsis* sp. (メルシャン) を細胞濃度が50万 cells/mL となるように1日2回(9, 16時)添加した。S型ワムシ *Brachionus rotundiformis* タイ株(以下、ワムシ)はスーパー生クロレラ(クロレラ工業, 1.5 L/ワムシ10億個体)で6～22時間の栄養強化後に2日齢の17時に試験水槽へ5～10個体/mLの基準で与えた。3日齢から試験終了までは10時と15時の1日2回飼育水中のワムシ密度を計数後に基準量の不足分を適宜追加した。

試料の採取と測定 ふ化から試験終了まで2～6時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の10尾の仔魚は、m-アミノ安息香酸エチルメタンスルホネート(関東化学)で5～10 ppmの濃度にて麻酔後にスライドグラスに移し、画像解析ソフト(Image-Pro Plus, Media Cybernetics社)を用いて全長、卵黄長径、卵黄短径、および油球径を0.1 mm単位まで測定した。卵黄と油球の体積はBlaxter and Hempel (1963)に準じ、

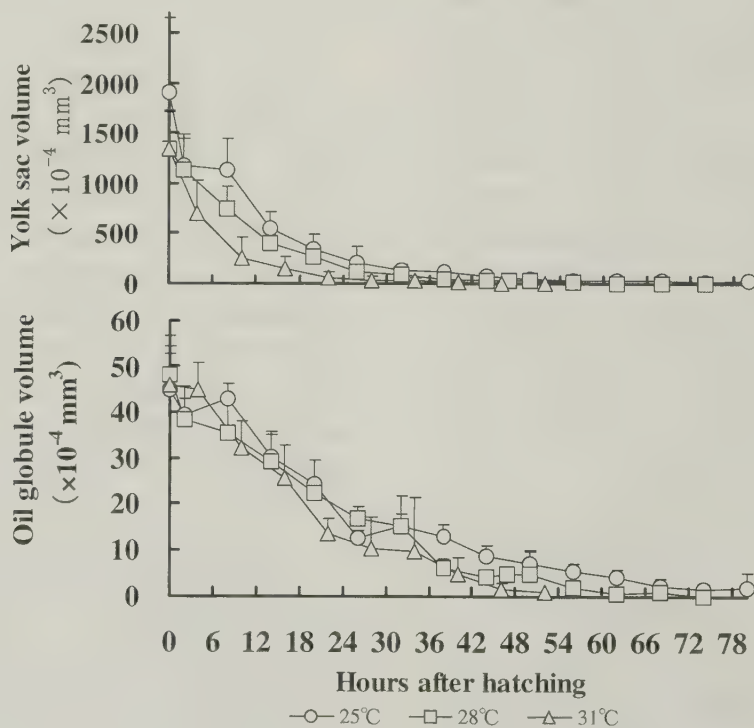


Fig. 1-1. Yolk sac (upper) and oil globule (lower) absorption in Malabar grouper *E. malabaricus* larvae under different temperature conditions. Different symbols and bars indicate the mean value and standard deviation, respectively.

前者は楕円体として $V = \pi / 6 L H^2$ (L は卵黄の長径, H は卵黄の短径), 後者は真円体として $V = 4 / 3 \pi r^3$ (r は油球の半径) の計算式で算出した。さらに3つの異なる水温条件における成長関係式は Yoshida (1956) に従い, 以下のように求めた。

$$l_t = l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-at}$$

ここで, l_t は各日齢の全長, t はふ化してからの経過時間, l_{∞} は 極限体長, l_0 はふ化直後の全長, および a 値は成長係数を示す。この成長関係式は JMP Ver.5.01a (SAS Institute Inc.) で算出した。

統計処理 各試験区間の卵黄と油球の体積および平均全長の差は, 一元配置の分散分析で有意差が認められた場合に限り, 多重比較検定 (Scheffe 法) を用いて有意差の検定を行い, 有意水準は 5 % とした。3つの異なる水温条件下での成長係数は t -test で検定した。

2. 初回摂餌試験

試験区の設定 本試験ではサンプリング水槽1面から1〜2時間間隔で20尾の仔魚を無作為に採取して開口時間を調べ, 50%の個体が開口した時間 (2日齢の19時; 0HAMO) を基準として試験を開始した。開口時にワムシを20個体 / mL の基準で与える試験区を対照区の1区 (Gp. 1) とし, 1区から6時間後に与える2区 (Gp. 2), 1区から12時間後に与える3区 (Gp. 3), および1区から24時間後に与える4区 (Gp. 4) を設けた。一方, 給餌区に対するネガティブコントロールとして無給餌の5区 (Gp. 5) を設け, 合計5試験区とした。

6日齢の7時 (84HAMO) にサンプリング水槽5区の試験区では全滅に近い状態であったため, その時点で試験終了とし, 100L ポリエチレン水槽の全数計数によって算出した仔魚数を試験終了時の生残尾数とした。なお, 本試験での試験開始後の経過時間 (HAMO) については開口時を基準とした。

飼育方法 試験は八重山栽培漁業センターで2002年

6月14日〜6月18日にかけて室内の100L ポリエチレン水槽10面を用いて実施し, 各試験区は2区ずつ設けた。その他に各試験区のサンプリング水槽として500L ポリエチレン水槽5面を用いた。いずれも水温を28℃に保つためにウォーターバス方式で温度を管理し, 100L 水槽群は1-kW のヒーターとサーモスタットを, 500L 水槽群はボイラーを用いて調整した。各試験区の水槽上面には遮光率99%の寒冷紗を設置した。水槽中央部に蛍光灯4基8本 (36W × 8) を2組設置し, 水槽表面で約1,000lx 程度の照度が維持できるようにした。これらの蛍光灯を用い, 試験開始から試験終了時まで24時間の恒明条件とした。通気量は微量に調整し, 海水の注水量は5〜10mL / 分で管理した。ヤイトハタ仔魚を安静状態に保ち, 飼育水中のワムシの飢餓を防止する目的で, 卵収容時から試験終了時まで, DHA と EPA を生体濃縮した淡水クロレラ (スーパー生クロレラ V12, クロレラ工業) を細胞濃度が10万 cells/mL となるように1日2回 (9, 16時) 添加した。その他の飼育方法は上述した水温試験に準じた。

試料の採取と測定方法 試験を開始した2日齢の19時 (0HAMO) から試験終了 (84HAMO) まで6時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚の測定方法は上述した水温試験に準じた。全長を測定した仔魚は, 消化管中のワムシを計数するため, スライドグラスで押しつぶした後, 生物顕微鏡下でワムシの咀嚼器のみを計数して仔魚のワムシ摂餌数を求めた。平均摂餌率は摂餌した仔魚の総数を供試個体で割った値, 平均摂餌数は, $\Sigma xi / N$ (xi は i 番目の個体の摂餌数, N は観察した仔魚数) で示した。

統計処理 各試験区間の平均全長と仔魚1尾当たりの平均摂餌数の差, および生残率は, 一元配置の分散分析で有意差が認められた場合に限り, 多重比較検定 (Scheffe 法) を用いて有意差の検定を行い, 有意水準は 5 % とし, 有意差が認められた値についてのみは1

Table 1-1. Some selected aspects examined of early stage larvae in *E. malabaricus* under different temperature conditions.

Temp.	Mean total length ± SD (mm)			Mean volume of yolk sac ± SD (×10 ⁻⁴ mm ³)			Mean volume of oil globule ± SD (×10 ⁻⁴ mm ³)			Time (h) from hatching to		
	At hatching	At onset of mouth opening	At onset of feeding	At hatching	Onset of mouth opening	At onset of feeding	At hatching	Onset of mouth opening	At onset of feeding	Onset of mouth opening	Onset of feeding	Exhaustion of endogenous nutrition
(℃)												
25	1.84 ± 0.10 ^a	2.83 ± 0.10 ^a	2.77 ± 0.14 ^a	1,910 ± 742 ^a	30.6 ± 8.7 ^a	25.9 ± 16.5 ^a	44.6 ± 8.3 ^a	5.6 ± 1.5 ^a	2.2 ± 1.6 ^a	56	68	86
28	1.79 ± 0.22 ^a	2.66 ± 0.05 ^b	2.81 ± 0.06 ^a	1,347 ± 377 ^a	23.2 ± 8.7 ^{ab}	4.9 ± 10.0 ^{ab}	48.4 ± 7.8 ^a	4.9 ± 1.6 ^a	1.1 ± 1.9 ^a	47	65	74
31	1.71 ± 0.16 ^a	2.67 ± 0.14 ^b	2.72 ± 0.05 ^a	1,336 ± 865 ^a	16.2 ± 9.7 ^b	2.8 ± 3.8 ^b	45.9 ± 10.8 ^a	4.9 ± 3.4 ^a	1.6 ± 1.3 ^a	40	46	52

Mean values in the same column with different superscript are significantly different ($P < 0.05$).

%で再度検定を行った。また、1～4区の各観察時間のワムシ摂餌率の全体平均とワムシ摂餌数の全体平均との相関はスピアマンの順位相関で調べ、有意水準は1%とした。

結 果

1. 異なる水温条件下でのヤイトハタ仔魚の内部栄養吸収と发育過程

各試験区のふ化仔魚 ($n=10$) の卵黄と油球体積は25℃区で $1,910 \pm 742$ と $44.6 \pm 8.3 \times 10^{-4} \text{mm}^3$, 28℃区で

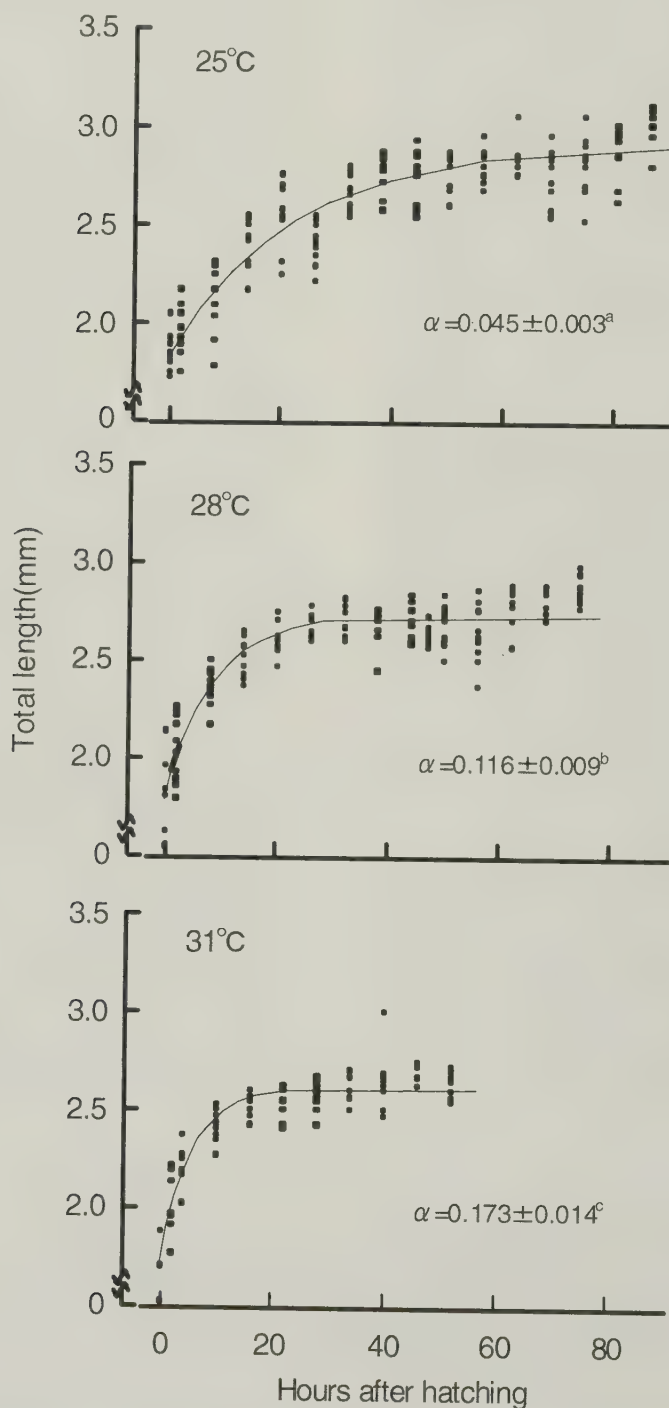


Fig. 1-2. Growth of Malabar grouper *E. malabaricus* larvae from hatching to the time of complete oil globule absorption under different temperature conditions.

は $1,347 \pm 377$ と $48.4 \pm 7.8 \times 10^4 \text{ mm}^3$, および 31°C 区では $1,336 \pm 865$ と $45.9 \pm 10.8 \times 10^{-4} \text{ mm}^3$ であった。仔魚の卵黄体積がふ化時に比べて5%以下まで吸収された時間は水温が最も高い 31°C 区で22HAHと最も早く, ついで 28°C 区で32HAH, 25°C 区では38HAHと最も遅かった。油球も卵黄と同様な傾向を示し, ふ化時に比べて5%以下まで吸収された時間は 31°C 区で22HAH, 28°C 区で56HAH, および 25°C 区で68HAHとなり, さらに, 油球が完全に吸収された時間は 31°C 区で52HAH, 28°C 区で74HAH, および 25°C 区で86HAH

となった。このように, 内部栄養は高水温ほど速やかに吸収される傾向が顕著であった (Fig. 1-1)。仔魚の開口と初回摂餌はそれぞれ, 25°C 区では56HAHと68HAH, 28°C 区では47HAHと65HAH, および 31°C 区では40HAHと46HAHに観察された (Table 1-1)。

各試験区のふ化仔魚の卵黄と油球の体積について有意差の検定を行った ($n=10$)。卵黄体積の有意差は開口時と初回摂餌時に認められ, いずれも 25°C 区の卵黄体積が 31°C 区よりも有意に大きかった ($P<0.05$)。しかし, 油球の体積はふ化時, 開口時, および初回摂

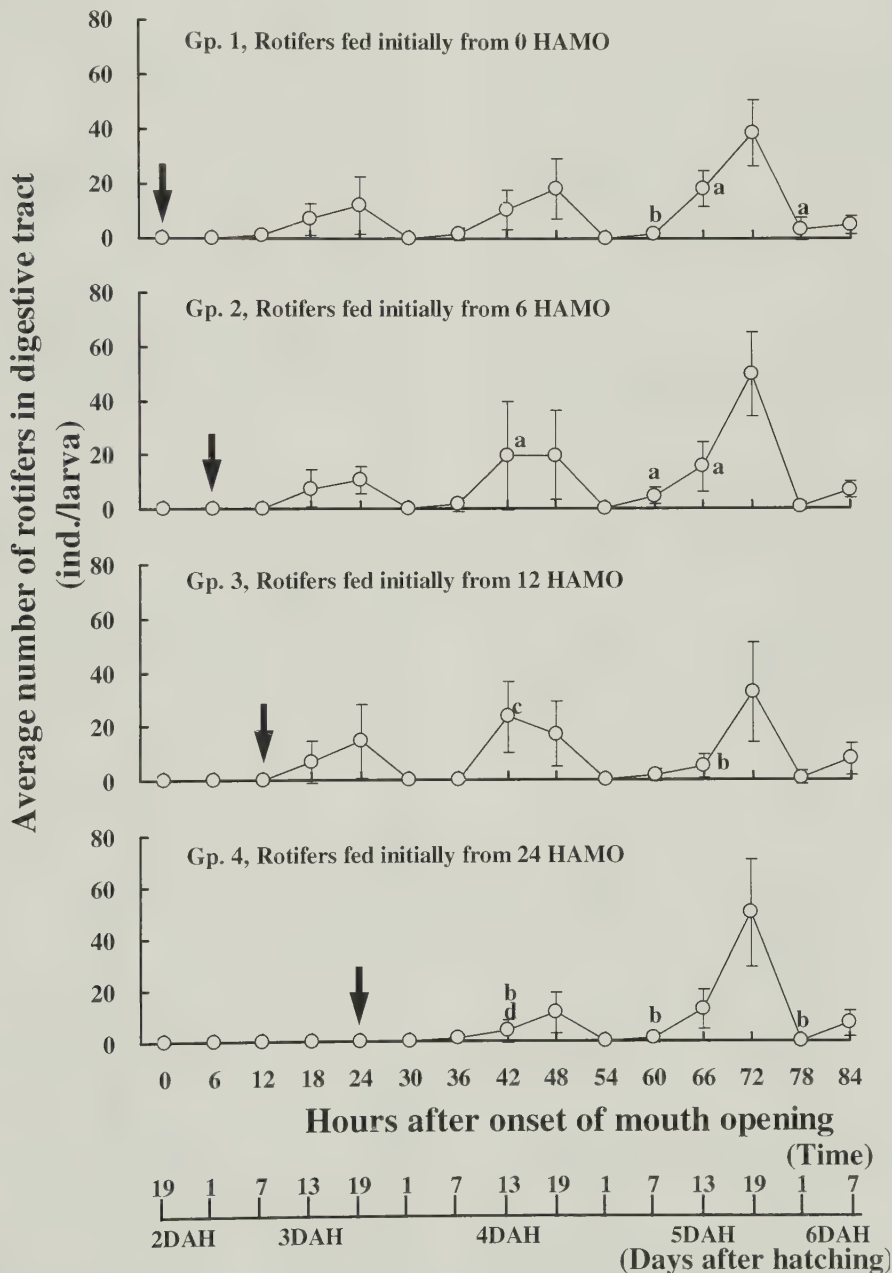


Fig. 1-3. Diel changes in average number of rotifers in the gut of Malabar grouper *E. malabaricus* larvae between Gp. 1 and Gp. 4. Negative control of Gp. 5 is starved. Closed arrows indicate time of first-feeding.

餌時のいずれにおいても試験区間の有意差はなかった ($P > 0.05$, Table 1-1)。

・方, Yoshida (1956) に従い, ふ化から油球を完全に吸収するまでの成長を調べたところ, 成長係数 a 値は水温25℃区で $a = 0.045 \pm 0.003$, 28℃区で $a = 0.116 \pm 0.009$, および31℃区で $a = 0.173 \pm 0.014$ となり, 高水温ほど成長係数が有意に高くなった ($P < 0.05$, Fig. 1-2)。しかし, 開口時の全長のみは, 水温が最も低い25℃区が他の2試験区よりも有意に大きかった ($P < 0.05$, Table 1-1)。

2. 初回摂餌試験

ヤイトハタ仔魚のワムシ摂餌率の推移 5区を除く試験期間中の各試験区の平均摂餌率を調べたところ, 1区は66.1%, 2区は67.9%, 3区は62.4%, および4区は56.4%となった。1~4区の各観察時間のワムシ摂餌率の全体平均と後述するワムシ摂餌数の全体平均との相関を調べたところ, 両者の間には有意な相関 ($P < 0.01$) があり, ワムシ摂餌率はワムシ平均摂餌数と連動していた。

仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数の比較 各試験区間における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の

違いを見るために, 有意差の検定を行った。その結果, 42HAMOでは2区が4区よりも有意に ($P < 0.05$), 3区が4区よりも有意に多く摂餌していた ($P < 0.01$)。60HAMOでは2区が1区より, および2区が4区よりも有意に多く摂餌していた ($P < 0.05$)。66HAMOでは1区と2区がいずれも3区よりも有意に多く摂餌していた ($P < 0.05$)。さらに, 78HAMOでは1区が4区よりも有意に多く摂餌していた ($P < 0.05$)。このように, 仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数には, 1区~3区が4区に比べて有意に多く摂餌する傾向があった (Fig. 1-3)。

試験期間中における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の多寡は各試験区間で上述したように有意差が認められた。しかし, 24時間恒明条件としているにも関わらず, 各試験区の摂餌のピークはいずれも19時に観察され, 摂餌の日内変動は5区を除いて同様なパターンを示した (Fig. 1-3)。

成長と生残 試験開始 (0HAMO) から試験終了 (84HAMO) まで, 12時間間隔で各試験区間における平均全長の有意差の検定を行った。有意差は24HAMOから認められ, 3区が4区と5区よりも有意に大きかった ($P < 0.05$)。36HAMOから84HAMO

Table 1-2. Results of initial feeding time on mean survival rate and mean total length in malabar grouper *E. malabaricus* larvae at the end of the experiment

Gp. no.	Initial no. (individuals)	Final no. (individuals)	Survival rate (%)	Mean total length $\pm$ SD (mm) at 96 HAMO
1-1	3,339	302	9.0	
1-2	3,339	208	6.2	($n=23$)
	6,678	510	7.6	3.74 ± 0.24^a
2-1	3,339	84	2.5	
2-2	3,339	826	24.7	($n=20$)
	6,678	910	13.6	3.71 ± 0.11^a
3-1	3,339	79	2.4	
3-2	3,339	259	7.8	($n=22$)
	6,678	338	5.1	3.69 ± 0.13^a
4-1	3,339	194	5.8	
4-2	3,339	35	1.0	($n=20$)
	6,678	229	3.4	3.33 ± 0.18^b
5-1	3,339	17	0.5	
5-2	3,339	3	0.1	($n=5^*$)
	6,678	20	0.3	2.67 ± 0.11^c

HAMO is expressed as hours after mouth opening time. Mean values in the same column with different superscript are significantly different ($P < 0.05$).

*, Only five samples were successfully measured due to the weak condition of larvae.

まで1～3区はいずれも4区と5区より有意に大きく ($P<0.01$)、また、48HAMO から84HAMO までは4区が5区よりも有意に大きかった ($P<0.01$)。

一方、無給餌とした5区の成長は24HAMO から84HAMO まで負の成長を示し、試験区の中で最も劣った (Table 1-2, Fig. 1-4)。試験終了時 (96HAMO) の平均生存率は、1区が7.6%、2区は13.6%、3区は5.1%、および4区は3.4%となった。これに対して、無給餌とした5区では0.3%となり、各試験区間で有意差は認められなかったものの、初回摂餌の時間が遅れることによって生存率が低下する傾向が認められた (Table 1-2)。

考 察

海産魚類では一般的に仔稚魚の成長を含む発達は水温の上昇に伴って促進されるとされ、特に変態を伴う魚種の変態サイズはより低い温度で大型化する傾向が見られる (睦谷, 1988; Seikai *et al.*, 1986; 有瀧ら, 2003; Aritaki and Seikai, 2004)。本研究においても開口、初回摂餌、および内部栄養の吸収などの形態発育は高水温ほど発達が促進された (Fig. 1-1, Table 1-1)。たとえば、水温25℃区の開口時と初回摂餌時の卵黄体積は水温31℃区のものよりも有意に大きく ($P<0.05$, Table 1-1)、両区の間水温となる28℃区の卵黄と油球の吸収過程は両区の間値を示した (Fig. 1-1)。これらの結果は、異なる水温条件によって仔魚本来が有する内部栄養の吸収過程が異なることを示しており、すなわち、内部栄養吸収は水温条件によってコントロールできることを示唆している。

さらに、仔魚の成長率は高水温ほど有意に高くなるが ($P<0.05$, Fig. 1-2)、逆に、仔魚の開口時の平均全長は水温25℃区が28℃区と31℃区よりも有意に大きかった (Table 1-1)。他のハタ類の内部栄養吸収に関する論文の中で、チャイロマルハタ *E. coioides* 仔魚の油球の吸収過程は水温のみでなく塩分によっても影響を受けると報告されており (Toledo *et al.*, 2002, Toledo *et al.*, 2004)、仔魚の発育に伴う油球吸収は環境条件によって左右されることを示唆している。今後とも飼育条件下のどのような環境要因が仔魚の内部栄養吸収過程に影響を与えているかどうかを検討する必要がある。

内部栄養吸収だけでなく形態発育も高水温ほど早く促進されることは上述したが、高水温によって促進された発育は本種仔魚の内部栄養吸収の結果から考察すると初期生存の見地からは不利と言わざるを得ない。なぜなら、高水温によって発育が促進されるとヤイトハタ仔魚は24HAMO に内部栄養を吸収し、形態的あるいは生理的な変化を伴う外部栄養への転換期がごく僅かとなるからである。本研究では異なる水温条件下での生存率に関しては調査していないが、水温31℃区の内部栄養が最も早く吸収され、外部栄養に切り替わるまでの時間がごく僅かの期間という事実からも初期生存の面からは不利であることが十分に予測される。実際、本種仔魚の量産飼育現場では30℃を超えるような高水温では大量減耗が報告されており (仲盛ら, 2005)、この結果は量産飼育を行う上で水温条件が初期生存に関与する大きな要因の一つであることを示唆している。さらに、キジハタ *E. akaara* では低水温で親魚管理をすると、卵径と仔魚のサイズが大きくなる

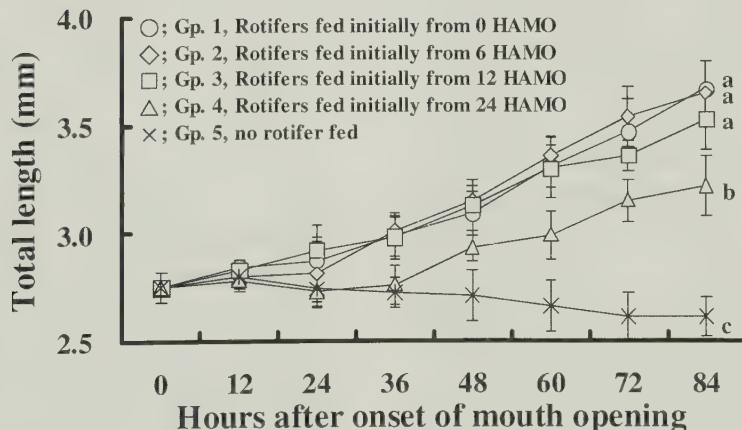


Fig. 1-4. Growth of Malabar grouper *E. malabaricus* larvae under different feeding conditions. Symbols indicate the mean values of total length.

と報告されており (Okumura, 2003), この事実はハタ類の量産飼育を行う上では重要な意味を持ち, 本種仔魚の水温と初期生残の関係については今後の研究結果を待ちたい。

一方, 熱帯・亜熱帯に生息するヤイトハタとは異なり, 冷水から温水域まで広く分布するイカナゴ *Ammodytes personatus* では水温6.5~15.5℃の広い水温範囲での発育が可能であり, 内部栄養は水温6.5℃の条件下では9日齢以降に完全に吸収され, 飢餓状態でも長期間生存することから内部栄養の吸収が本種の初期生残にとっては必ずしも危機的なものではないと結論付けている (Yamashita and Aoyama, 1985)。

イカナゴとは異なり, ヤイトハタのように初回摂餌時にはほぼ内部栄養を吸収し, 初期減耗が大きい魚種では内部栄養の吸収時間と摂餌開始からの回復可能な絶食耐性時間との関係を調べることは, 減耗機序を解明する上で特に重要である。

初回摂餌試験は上述した内部栄養期の発育過程の知見に基づき, 水温28℃の条件下で初回摂餌の遅れがその後の仔魚の成長と生残に及ぼす影響を調べた。開口時から0, 6, および12時間後に給餌した1~3区では摂餌の日内変動と成長に関しては有意な差は認められなかった (Fig. 1-3, 4)。このことは, 開口時から12HAMO まではほぼ同様な摂餌と成長を示すこと示唆している。しかし, 24HAMO にワムシを与えた4区の成長は1~3区よりも有意に劣った ($P<0.05$)。試験終了時の生残については試験区間で有意差は認められなかったが, 初回摂餌の時間が最も遅かった4区では他の1~3区の給餌群よりも生残が劣る傾向にあった (Table 1-2)。これに対して, 飢餓状態とした5区の成長は12HAMO から試験終了まで負の成長を示した (Fig. 1-4)。この時間はふ化後の時間に換算すると71HAH に相当し, 上述した異なる水温条件下でのヤイトハタ仔魚の内部栄養吸収と発育過程の結果に準じると油球を完全に吸収した時間 (74HAH) とはほぼ一致する。さらに, 3区は5区で負の成長へ転じた24HAMO に給餌しているにも関わらず, 成長と生残が1~3区よりも顕著に劣っていた。Yamashita and Aoyama (1986) はイカナゴの初回摂餌の遅れが生残と成長に及ぼす影響を調べ, 本種では9日齢以前に初回給餌を行った群に比べて12日齢以降に初回給餌を行った群の成長が顕著に劣ったことから, その時間を飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間と定義した。本研究ではこの定義に準じ, 対照区よりも成長と生残が顕著に劣るポイントをハタ類の飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間と定義する。以下の章では, この定義に準じると, ヤイトハタ仔魚では24HAMO

が飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間となる

イカナゴでは卵黄の吸収時期は生残に対して危機的なものではないとしている (Yamashita and Aoyama, 1985)。しかし, ヤイトハタでは上述したように明らかな “critical point” が存在し, その時間内に初回摂餌に成功するかどうかでその後の成長と生残が大きく左右された。

第4章で述べるように, ハタの仲間のスジアラ *P. leopardus* 仔魚では内部栄養から外部栄養に切り替わる3日齢の摂餌量と5日齢の生残率との間には有意な相関があり, 初回摂餌のタイミングがその後の仔魚の成長と生残に密接に関与しており, 本章の結果と良く一致した。

大西洋ニシン *Clupea harengus* (Blaxter and Hempel, 1963), plaice *Pleuronectes platessa* (Blaxter and Ehrlich, 1974), grunion *Leuresthes tenuis* (May, 1971), イカナゴ *Ammodytes personatus* (Yamashita and Aoyama, 1986) などの魚種は回復可能な耐性時間がふ化後5日以上あり, 飢餓に対して強い魚種であることが報告されている。これらの魚種は, plaice を除いて沈性卵あるいは粘着卵でふ化仔魚のサイズが大きく, 冷水性であることなどの特徴を有する。一方, サワラ *Scomberomorus niphonius* 仔魚の回復可能な時間は0~1日とされている (Shoji *et al.* 2002)。Houde (1974) は Lined sole *Achirus lineatus*, bay anchovy *Anchoa mitchilli*, および sea bream *Archosargus rhomboidalis* の3魚種を試験に供し, これらの critical point はふ化後2.5~3.5日にあると推察している。このような魚種は浮性卵であり, 比較的暖水域に生息し, ふ化数日後に大きな減耗が生じるのが特徴である。これらの魚種に比べてヤイトハタの特徴は, 卵径が0.88~0.96mm で亜熱帯あるいは熱帯地域に生息する (濱本ら, 1986)。また, 本種仔魚では負の成長を示すポイントと油球を完全に吸収する時期とがほぼ一致し, 初回摂餌のタイミングと時間がその後の仔魚の成長と生残に大きく影響を与えること, さらに, 仔魚の発育は内部栄養と密接に関与し, 本種仔魚では飢餓に対する耐性が弱いことが明らかになった。さらに, 本試験では初回摂餌の給餌時間が異なり, かつ24時間の恒明条件としたにも関わらず, 給餌群 (1~4区) のワムシ摂餌率とワムシ摂餌数の日内変動はほぼ一致しており (Fig. 1-3), 両者の間には有意な相関が認められた ($P<0.01$)。これは本種仔魚ではかなり初期の段階から摂餌リズムを有することを示唆しており, 自然の日周リズムを考慮すると飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間はさらに短縮されることになる。

このため、ヤイトハタの初期生残を向上させるためには、所謂“critical point”の摂餌に関わる最適な飼育条件を整えることが必要であり、とりわけ、ヤイトハタ仔魚では開口24時間以内にスムーズに摂餌させることが安定生産を行う上では特に重要である。

第2章 初回摂餌の遅れがキジハタ *Epinephelus akaara* 仔魚の摂餌、成長、および生残に及ぼす影響

キジハタ *E. akaara* はハタ科マハタ属に属し、本属の中では全長60cm程度の小型種に類別される。福永ら(1990)は(社)日本栽培漁業協会玉野事業場(現;(独)水産総合研究センター玉野栽培漁業センター;以下、玉野栽培漁業センター)で1989年に4回の生産で平均全長約30mmの種苗を合計40.3万尾(平均生残率34.1%)生産することに成功した。しかし、それ以降は20万尾以上の量産化に成功した機関はなく、その種苗生産技術の改善は低迷してきた。本種は開口時から10日齢前後に生じる大きな初期減耗、とりわけ開口前後に生じる仔魚の浮上死亡が量産化を阻む問題とされてきた(Okumura, 1997; Yamaoka *et al.*, 2000)。また、萱野・何(1997)は摂餌に成功しなければ不可逆的な死に至る時期、いわゆる Point of no return (PNR) を特定できなかったものの、開口後の極めて早い時期に PNR が存在すると推察している。

本章では水温26℃の温度条件下での内部栄養の吸収過程を調べ、その結果に基づき、初回摂餌の遅れがその後の仔魚の成長と生残、および飢餓耐性に及ぼす影響について調べた。

材料と方法

親魚と採卵

実験に用いた受精卵は、いずれも(独)水産総合研究センター玉野栽培漁業センターで養成した親魚から自然産卵で得られたものを供した。キジハタ仔魚の内部栄養の吸収過程を調べた受精卵は2002年7月30日に、また、初回摂餌試験を調べたものは2003年8月4日に得られたものである。後者で得られた卵の平均卵径と標準偏差は $763 \pm 19.3 \mu\text{m}$ ($n=50$)、受精率は37.3%であった。2003年における玉野栽培漁業センターでのキジハタの平均受精率は19.5%であり(津村, 2003)、飼育条件下では受精率が低いのが本種の特徴である。親魚の養成は玉野栽培漁業センターで50kL水槽1面を用いて行い、雌雄の内訳は雌30尾(体重0.3~0.7kg)と雄10尾(体重0.5~0.9kg)であった。

自然産卵で得られた卵は、産卵翌朝に回収し、受精卵と未受精卵(沈卵)に分け、内部栄養の吸収過程を調べた試験では0.5kL ポリエチレン水槽1面へ20,000粒/kLの密度で収容した。初回摂餌の試験では、分離した受精卵は二重のビニール袋へ海水とともに10,000粒/Lの密度で収容して純酸素を封入し、20L容量の発泡スチロール箱(実水量10L)に梱包して(独)水産総合研究センター上浦栽培漁業センターまで約8時間かけて輸送した。搬入した受精卵は疾病予防の目的で、0.3ppmのオキシダント海水中で1分間消毒後、500Lアルテミアふ化水槽に収容してふ化を待ち、その水槽で2日齢まで流水(水温23℃, 塩分34ppt, 流量2.5L/分)で管理した。2日齢に、500Lアルテミアふ化水槽で管理していた仔魚を各試験水槽へ全数計数によって2,500尾ずつ収容した。

1. 水温26℃条件下のキジハタ仔魚の内部栄養吸収と発育過程

試験区の設定 本試験は水温26℃における仔魚の内部栄養吸収と発育過程を調べるために実施した。試験は50%の個体がふ化した時点から開始し、油球を完全に吸収した時点で終了とした。なお、開口時間の定義と試験開始後の経過時間については、第1章の内部栄養吸収と発育過程を調べた試験に準じた。

仔魚の飼育方法 試験は玉野栽培漁業センターで2002年7月30日~8月3日に実施した。試験水槽の上部に蛍光灯1基(36W)を設置し、24時間の恒明条件とした。通気量は微量に調整し、試験期間中は止水飼育とした。水温は0.5kWのヒーターとサーモスタットを用いて調温し、試験開始時の23.2℃から1日1℃の割合で徐々に加温を行い、設定水温の26℃には仔魚の開口100%時に到達し、試験期間中の水温は $25.2 \pm 0.9^\circ\text{C}$ であった。淡水クロレラ(スーパー生クロレラV12, クロレラ工業)の添加方法、ワムシの給餌基準、およびワムシの栄養強化方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

試料の採取と測定方法 ふ化から試験終了まで4時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚は、m-アミノ安息香酸エチルメタンスルホネート(関東化学)で麻酔後(5~10ppm)にスライドガラスに移し、万能投影機(ニコンV-12)で50倍に拡大し、デジタルノギス(ミツトヨ)を用いて全長、卵黄長径、卵黄短径、および油球径を0.1mm単位まで測定した。卵黄と油球の体積測定は、第1章の内部栄養吸収と発育過程を調べた試験に準じた。

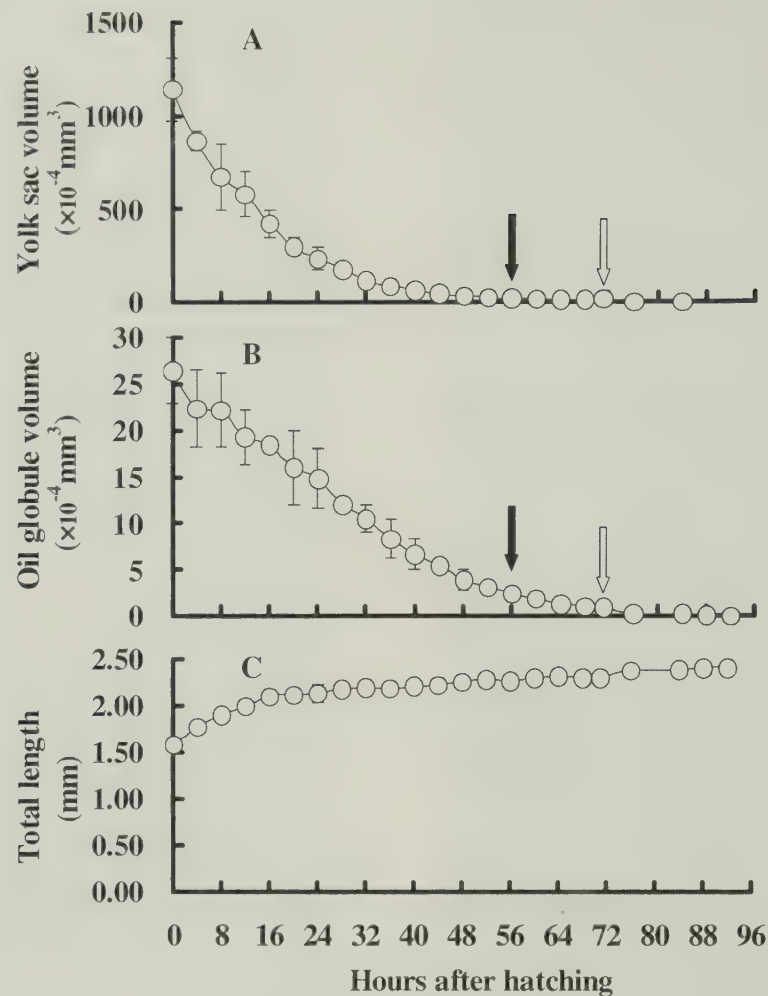


Fig.2-1. A; Yolk absorption in newly hatched larvae of red spotted grouper *E.akaara* at 26°C. Closed and open arrows indicate the onset of mouth opening and feeding, respectively. B; Oil globule absorption in newly hatched larvae of red spotted grouper *E.akaara*. C; Growth in total length of red spotted grouper *E.akaara* larvae from hatching to the end of the experiment.

Table 2-1. Some selected aspects examined of early stage larvae in *E. akaara* at 26°C water temperature condition

Biological aspects	Hatching	Mouth opening	Onset of feeding	Exhaustion of endogenous nutrition
Total length (mm)	1.58± 0.03	2.27 ± 0.05	2.30 ± 0.04	—
Volume of yolk sac ($\times 10^{-4} \text{ mm}^3$)	1144 ± 168	21.2 ± 4.3	15.4 ± 4.1	—
Volume of oil globule ($\times 10^{-4} \text{ mm}^3$)	26.5 ± 3.5	2.4 ± 0.3	1.0 ± 0.5	—
Time from hatching to (hrs)	—	56	71	92
Time from onset of feeding to (hrs)	—	—	—	21

2. 初回摂餌試験

試験区の設定 第2章と第3章では、生物学的に摂餌が可能となる時間を「摂餌開始」、また、実際に餌を与えられて仔魚が食べ始める時間を「初回摂餌」として区別する。本試験に入る前に摂餌開始の時間を調べるため、試験区とは別に観察専用の水槽（0.5kL ポリエチレン水槽）を設け、開口時（3日齢の0時）にワムシを20個体/mLの基準で与え、給餌後は1～2時間間隔でその水槽から約50尾程度の仔魚を採取し、ワムシの摂餌状況を調べた。その結果、3日齢の17時（摂餌開始0時間；0HAOF）に仔魚の摂餌率が50%以上に到達したため、その時間を摂餌開始の時間と定義し、本試験を開始した。摂餌開始の時間に上述した給餌基準でワムシを与える試験区を対照区（1区：Gp. 1）とし、1区から6時間後にワムシを与える区（2区：Gp. 2）、12時間後にワムシを与える区（3区：Gp. 3）、および18時間後にワムシを与える区（4区：Gp. 4）を設けた。一方、給餌区に対するネガティブコントロールとして無給餌区（5区：Gp. 5）の合計5試験区を設定した。6日齢の11時（66HAOF）に5区の試験区では全滅に近い状態であったため、その時点で試験終了とした。2日齢の収容尾数を試験開始の生残尾数とし、また、6日齢の全数計数によって算出した仔魚数を試験終了時の生残尾数とした。本試験での試験開始後の経過時間（HAOF）については摂餌開始時を基準として論じる。

仔魚の飼育方法 本試験は上浦栽培漁業センターで2003年8月6日～8月10日に室内の0.5kL ポリエチレン水槽10面を用いて実施し、各試験区は2区ずつ設けた。各試験区の水槽上面には遮光率99%の寒冷紗を設置した。水槽中央部に蛍光灯2基（36W×2）を設置し、水槽表面で約2,000lx程度の照度が維持できるようにした。これらの蛍光灯を用い、試験開始から試験終了時まで24時間の恒明条件とした。各試験区の水面0cmの平均水中照度は1,600～1,800lx、水面下30cmでは710～1,000lxで推移した。試験開始時から試験終了時までの通気量は0.25L/分とし、試験期間中は止水飼育とした。各試験区の溶存酸素は5.91～6.72mg/Lで推移した。水温は0.5kWのヒーターとサーモスタットを用いて調温し、試験開始時（2日齢）の24.4℃から6時間に0.5℃の割合で徐々に加温を行い、設定水温の26℃には3日齢の7時に到達した。3日齢から試験終了までは26℃を維持し、各試験区の平均水温は24.4～26.7℃の範囲で推移した。淡水クロレラ（スーパー生クロレラ V12、クロレラ工業）の添加方法、ワムシの給餌基準、およびワムシの栄養強化方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

試料の採取と測定方法 試験開始時から試験終了まで6時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚の測定、ワムシ摂餌率、および平均摂餌数の算出方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

統計処理 各試験区間の平均全長と仔魚1尾当たりの摂餌数の差、および生残率の検定、並びにワムシ摂餌率とワムシ摂餌数の相関は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

結 果

1. 水温26℃条件下のキジハタ仔魚の内部栄養吸収と発育過程

ふ化時の仔魚（ $n=20$ ）の全長（平均±標準偏差）は $1.58 \pm 0.03\text{mm}$ 、卵黄と油球体積は $1.144 \pm 168\text{mm}^3$ と $26.5 \pm 3.5 \times 10^{-4}\text{mm}^3$ であった。卵黄が油球よりも早く吸収され、前者は25HAHにふ化時に比べて約75%、44HAHには同様に5%以下まで、さらに76HAHで完全に吸収された（Fig. 2-1-A）。一方、後者は40HAHにふ化時に比べて75%、68HAHには同様に5%以下まで、さらに92HAHで完全に吸収された（Fig. 2-1-B）。

仔魚の開口は56HAH、また、摂餌開始は71HAHに観察され、さらに摂餌開始から油球を完全に吸収するまでの時間は21時間であった（Table 2-1）。仔魚の全長はふ化から12HAHまでは時間当たり0.01～0.03mmの成長率を示したが、それ以降から試験終了までは0.00～0.01mmと緩やかな成長率を示した（Fig. 2-1-C）。

2. 初回摂餌試験

キジハタ仔魚のワムシ摂餌率の推移 5区を除く給餌開始6時間後の各試験区の平均摂餌率を調べたところ、1区は50%、2区は5%、3区は25%、および4区は45%となった（Fig. 2-2）。1～4区の各観察時間のワムシ摂餌率の全体平均と後述するワムシ摂餌数の全体平均との相関を調べたところ、両者の間には有意な相関（ $P < 0.01$ ）が認められ、ワムシ摂餌率はワムシ平均摂餌数と連動して変動した。

仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数の比較 各試験区間における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の違いを見るために、有意差の検定を行った。その結果、30HAOFでは1区が4区に比べて有意に多く（ $P < 0.05$ ）、同36HAOFでは1区が3区と4区に比べて有意に多く摂餌していた（ $P < 0.01$ ）。さらに、48HAOFでは1区が2～4区よりも有意に（ $P <$

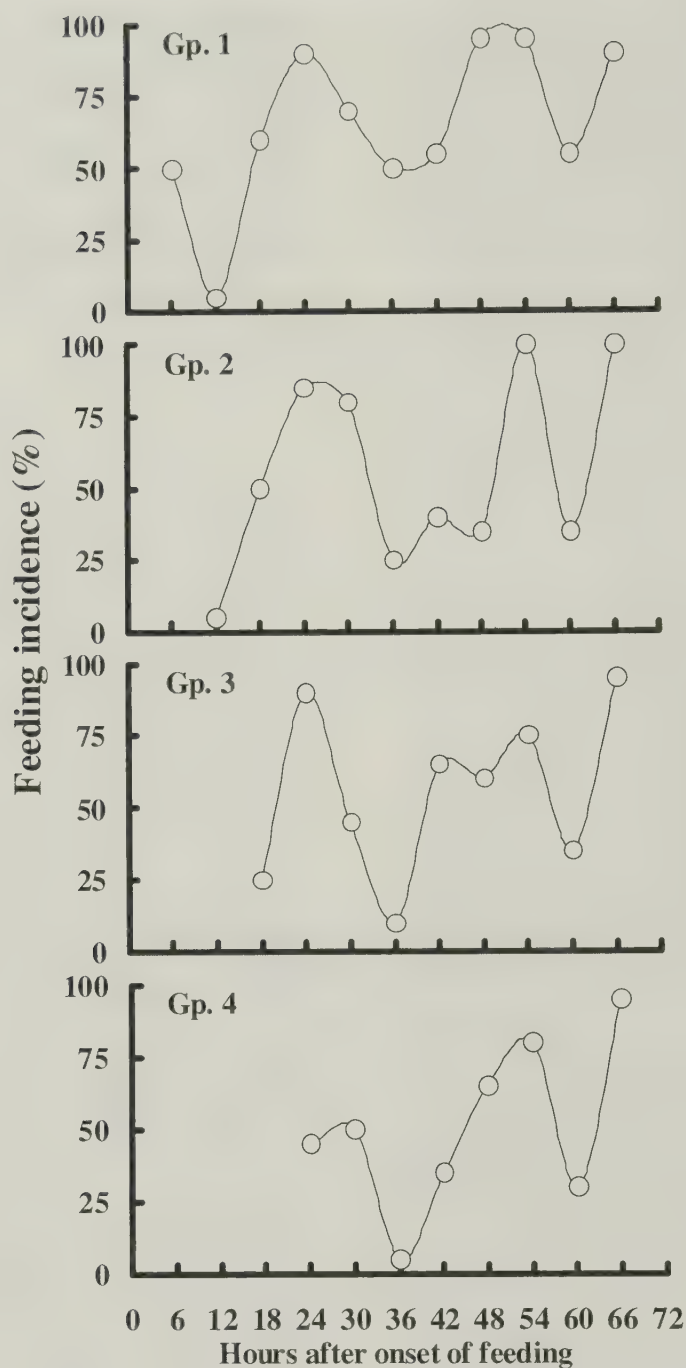


Fig.2-2. Changes in feeding incidence of red spotted grouper *E. akaara* larvae fed rotifers between Gp. 1 and Gp. 4. Negative control of Gp. 5 is starved. Closed arrow indicates the initial feeding.

0.01), 同54HAOFでは, 2区が3区よりも有意に ($P < 0.01$), 2区が4区よりも有意に ($P < 0.05$) 多く摂餌していた。このように, 仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数は, 1区が2区~4区に比べて有意に多く摂餌する傾向があった (Fig. 2-3)。

試験期間中における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の

多寡は各試験区間で上述したように有意差が認められたが, そのピークはいずれも17~23時に観察され, また, 摂餌の日内変動は各試験区間で同様なパターンを示した。

成長と生残 試験開始時と試験終了時 (66HAOF) の各試験区間における平均全長の有意差の検定を行っ

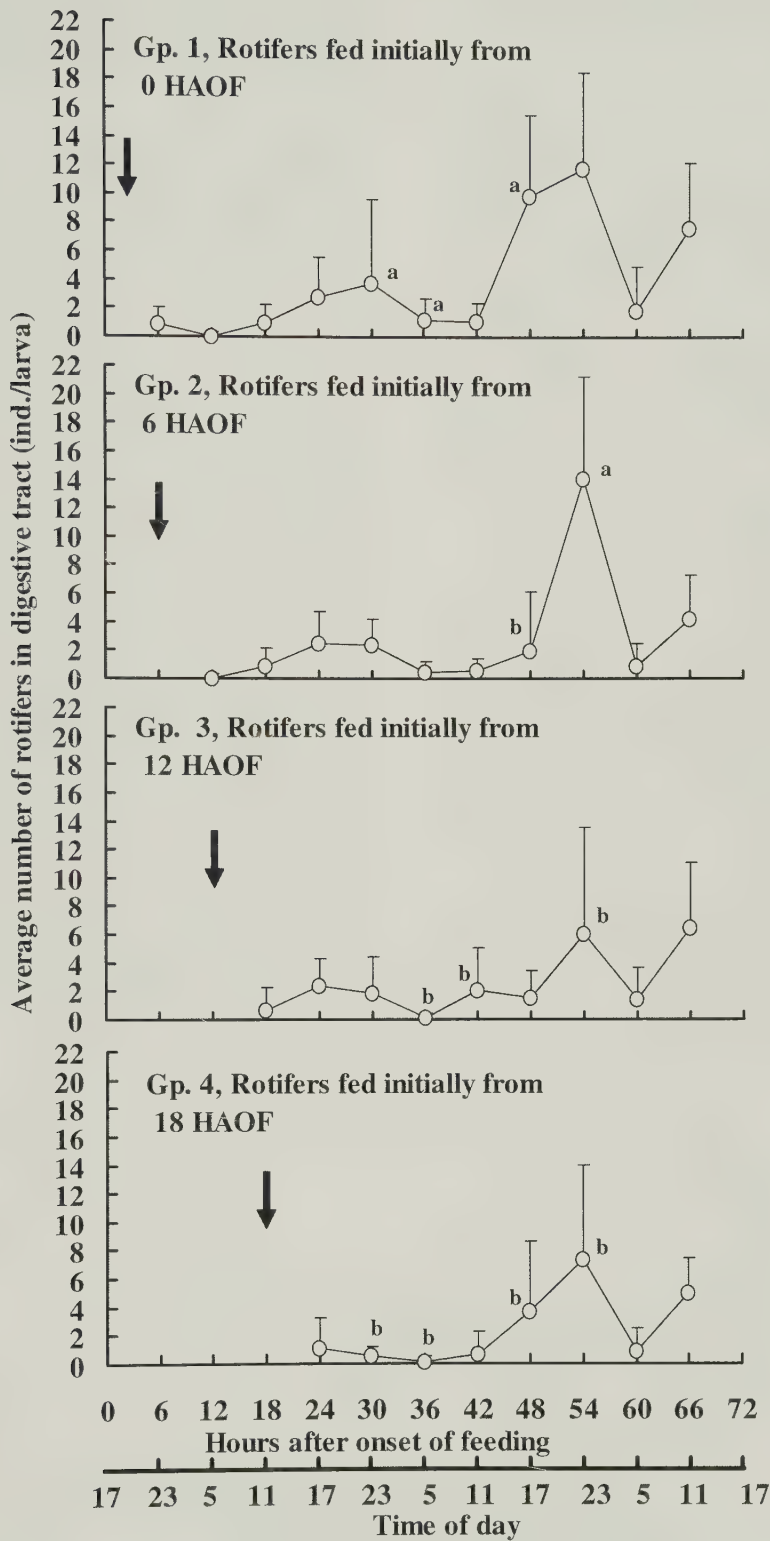


Fig.2-3. Diel changes in average number of rotifer in the gut of red spotted grouper *E. akaara* larvae between Gp. 1 and Gp. 4. Negative control of No.5 is starved. Closed arrow and bars indicate the initial feeding and standard deviation, respectively. Different letters represent significant difference among Gp.1-4 (One-way ANOVA, shceff's test, a>b).

たところ、前者では各試験区間で有意差は認められなかった ($P > 0.05$)。しかし、後者では、1区が2区よりも有意に ($P < 0.01$)、また、1区が3区よりも有意に ($P < 0.05$)、さらに1区が4区よりも有意に大きかった ($P < 0.01$, Table 2-2)。一方、無給餌とした5区の成長は12HAOFを境として試験終了まで負の成長を示し、試験区の中で最も劣った (Fig. 2-4)。試験終了時 (66HAOF) の平均生残率は、1区が20.3%、2区は6.3%、3区は7.9%、および4区は2.6%となった。これに対して、無給餌とした5区では0.1%となり、各試験区間で有意差は認められなかったものの、初回摂餌の時間が遅れることによって生残率が低下する傾向が認められた (Table 2-2)。

考 察

キジハタ仔魚の内部栄養では卵黄が油球よりも速やかに吸収される傾向があり、前者は44HAHにふ化時に比べて5%以下まで、さらに、76HAHで完全に吸収された。後者は68HAHには同様に5%以下まで、さらに92HAHで完全に吸収された (Fig. 2-1-A, B)。仔魚の開口は56HAHに、また、摂餌開始は71HAHに観察された (Table 2-1)。摂餌開始時における仔魚の卵黄と油球は、前者がふ化時に比べて体積で1.3%、後者は同様に3.8%と僅かながらも残存していた。ふ化から内部栄養を吸収するまでの成長を見ると、卵黄と油球の残存割合がそれぞれ50.8

%と72.9%となった12HAHまでは時間当たり0.01~0.03mmの成長率を示したが、それ以降から試験終了までは0.00~0.01mmと緩やかな成長率を示した (Fig. 2-1-C)。

Yamashita and Aoyama (1986) は飢餓に耐える時間を回復可能な絶食耐性時間と定義し、初回摂餌の時間を任意に遅らせて仔魚がある一定の飢餓条件後に発育できるかどうかを調べ、イカナゴでは卵黄の吸収時期は生残に対して危機的なものではないと結論付けている。

そこで、キジハタ仔魚の回復可能な絶食耐性時間を調べたところ、給餌群の1~4区では全ての試験区で試験開始時よりも大きくなっていったが、試験終了時の平均全長は1区が2区よりも有意に ($P < 0.01$) に、また、1区が3区よりも有意に ($P < 0.05$)、さらに1区が4区よりも有意に大きかった ($P < 0.01$, Table 2-2)。また、試験終了時の平均生残率も1区が20.3%、2区は6.3%、3区は7.9%、および4区は2.6%となり、初回摂餌の時間が遅れることによって成長の停滞と生残率の低下が顕著であった (Table 2-2)。今回の試験では給餌群間の平均生残率は統計的な有意差が認められていない。これは2日齢時に全数計数によって試験水槽へ収容した際のハンドリングの影響による仔魚の減耗があったものと推察された。各測定時間の給餌群の平均摂餌率と仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数との間には有意な相関が認められ ($P < 0.01$)、また、給餌群の各試験区の摂餌のピークは

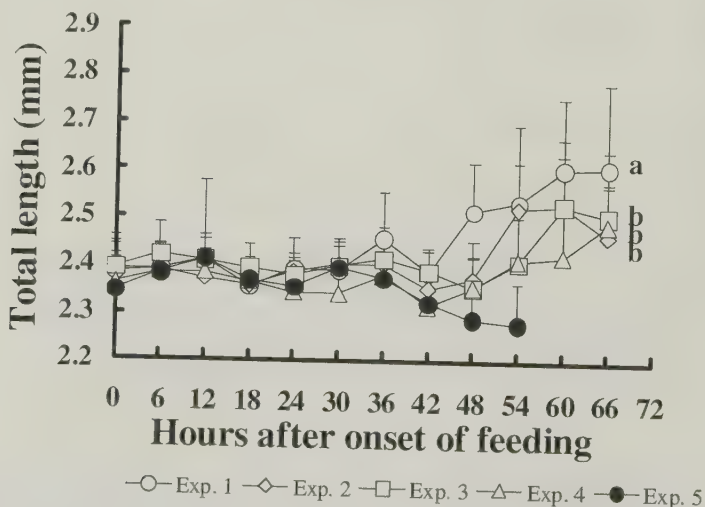


Fig. 2-4. Growth of red spotted grouper *E. akaara* larvae under different feeding conditions. Symbols and bars indicate the mean values of the total length and standard deviation, respectively. Different letters represent significant difference among No.1-4 (one-way ANOVA, shceff's test, $a > b$).

初回摂餌の時間が異なっているにもかかわらずほぼ一致していたのは注目に値する (Fig. 2-2, 3)。このような摂餌の日内変動は、ヤイトハタ (第1章) とスジアラ (第3章) でも観察されており、キジハタでも同様にかなり初期の段階から摂餌の日周リズムを有することが推察された。一方、ネガティブコントロールとして飢餓条件とした5区の成長は12HAOFを境として試験終了まで負の成長を示した (Fig. 2-5, Table 2-2)。この負の成長へ転じた時間 (12HAOF) は、ふ化89時間後に相当し、上述した水温試験の結果に基づく、内部栄養 (油球) を完全に吸収した時間 (92HAH) にほぼ一致していた。また、3区では5区で負の成長へと転じた12HAOFに初回給餌を行っているにも関わらず、1区に比べると成長が有意に劣り ($P < 0.05$)、かつ、生残も半分以下まで低下していた。この現象は、キジハタの他にヤイトハタ (第1章) とスジアラ (第3章) でも同様に観察された。本種では6 HAOF以降に初回給餌を行った試験区は1区と比べて成長が有意に劣り、かつ、この時間を境として生残率も低下していることから、6 HAOFがキジハタ仔魚の飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間であると考えられる。

これまでに冷水性魚類の回復可能な耐性時間につ

いては、大西洋ニシン *Clupea harengus* (Blaxter and Hempel, 1963), plaice *Pleuronectes platessa* (Blaxter and Ehrlich, 1974), grunion *Leuresthes tenuis* (May, 1971), イカナゴ *Ammodytes personatus* (Yamashita and Aoyama, 1986) などで調べられており、いずれも回復可能な耐性時間がふ化後5日以上あり、飢餓に対して強い魚種であることが報告されている。

一方、暖水性の魚類の中でサワラ *Scomberomorus niphonius* 仔魚 (Shoji *et al.*, 2002) は、4 ~ 6日齢までに初回摂餌を行うと90%以上が生残するが、それが1日齢遅れると生残率が20%まで急激に低下する。Houde (1974) は lined sole *Achirus lineatus*, bay anchovy *Anchoa mitchilli*, および sea bream *Archosargus rhomboidalis* の3魚種を試験に供し、これらの critical point はふ化後2.5~3.5日にあると推察しており、いずれもふ化数日間後に大きな減耗が生じるのが特徴である。上述した魚種に比べて、キジハタは摂餌開始から僅か6時間の間に初回摂餌に成功しないと初回摂餌後の成長遅滞や生残率の低下が顕著であり、飢餓に対する耐性が極めて弱い魚種と位置づけられる。換言すれば、この時期に如何に効率良く摂餌できるような飼育環境を整えるかがキジハタ飼育の最も

Table 2-2. Effects of delayed initial feeding on survival rate and growth of red spotted grouper *E. akaara* larvae at the end of the experiment

Gp. no.	Delay of initial feeding (Hours)	Number of larvae		Survival rate (%)	Mean total length $\pm$ SD (mm)	
		Initial at 2 DAH	Final at 69 HAOF		Initial at 0 HAOF	Final at 69 HAOF
1-1	0	2,500	687	27.5		
1-2		2,500	329	13.2	(n=20)	(n=60)
Mean				20.3	2.38 $\pm$ 0.06 ^a	2.67 $\pm$ 0.17 ^a
2-1	6	2,500	221	8.8		
2-2		2,500	94	3.8	(n=20)	(n=60)
Mean				6.3	2.39 $\pm$ 0.05 ^a	2.55 $\pm$ 0.12 ^b
3-1	12	2,500	185	7.4		
3-2		2,500	210	8.4	(n=20)	(n=60)
Mean				7.9	2.39 $\pm$ 0.07 ^a	2.59 $\pm$ 0.13 ^b
4-1	18	2,500	77	3.1		
4-2		2,500	53	2.1	(n=20)	(n=53)
Mean				2.6	2.36 $\pm$ 0.05 ^a	2.52 $\pm$ 0.14 ^b
5-1	—*	2,500	0	0.0		
5-2		2,500	3	0.1	(n=20)	
Mean				0.1	2.35 $\pm$ 0.08 ^a	—

DAH and HAOF are expressed as days after hatching and hours after onset of feeding, respectively. Mean values in the same column with different superscript are significantly different ($P < 0.05$).

* No food.

重要な飼育のポイントである。飼育環境を整える上で飼育水温の設定は重要な要因であり、本試験で用いた26℃の水温ではふ化率が高く、また仔魚の奇形率が低いとされ（萱野・尾田，1991）、さらに、過去に福永ら（1990）が40万尾の量産に初めて成功した飼育水温とも一致する。近年は摂餌開始（3日齢）～5日齢までの摂餌に関わる水中照度、通気方法、およびワムシの餌料密度などを改善することによって、開口後の摂餌量が増加し、最終的に取り揚げ時の生産量と生残率が向上している（津村，2003；津村ら，2004）。これは本研究の第4章と第5章のスジアラで指摘しているように、初回摂餌の重要性を裏付けている。

本研究により、キジハタ仔魚の初期減耗は摂餌開始から12時間の間に何らかの摂餌不良によって生じている可能性が高いことが明らかになった。従って、本種仔魚の初期減耗を回避するには、深夜に開口する場合も想定して、夜間の電照を行い、速やかにかつ適正な量の餌料を摂餌できるような飼育条件を整えることが最も重要である。

第3章 異なる水温と初回摂餌の遅れがスジアラ *Plectropomus leopardus* 仔魚の摂餌、成長、および生残に及ぼす影響

スジアラ *P. leopardus* は、沖縄県の市場では三大高級魚の1つとして位置づけられており、ハタ類の中では最も高値で取り引きされている重要な沿岸漁業資源である。地先定着型の栽培漁業対象種として八重山栽培漁業センターでは、1985年から本種の種苗生産技術開発に取り組んできた。しかし、本種は他のマハタ属魚類に比べて5日齢までの初期減耗が大きいのが特徴である（福永ら，1990；Duray, *et al.*, 1997；川辺，1999；照屋，2003；土橋ら，2003；照屋・與世田，2006）。

本章では、スジアラ仔魚の内部栄養から外部栄養に切り替わるまでの栄養転換期に異なる水温での内部栄

養の吸収過程を調べ、その知見に基づいて、初回摂餌の遅れがスジアラ仔魚の摂餌、成長、および生残に及ぼす影響を調べた。

材料と方法

親魚と採卵

産卵に供した親魚と卵の回収方法については、本研究の第4章に準じた。自然産卵によって得られた受精卵を紫外線処理海水で洗卵後に、後述する各試験水槽へ収容した。

1. 異なる水温条件下でのスジアラ仔魚の内部栄養吸収と発育過程

試験区の設定 異なる水温における本種仔魚の内部栄養吸収過程を調べるため、水温26℃、28℃、および30℃の3試験区を設定し、2万粒の受精卵を1kL水槽3面へそれぞれ収容した。産卵時の水温は25.8℃であり、設定水温との温度差があった水温28℃と30℃区の受精卵は10L容量のビニール袋に入れて、1kL水槽へ浮かべ、約1時間経過後にビニール袋から1kL水槽へ海水とともに移した。試験水槽へ収容後の受精卵には温度変化を一切与えていない。受精卵収容時の発育ステージはMasuma *et al.* (1993) に従うと胚体形成のKステージであった。本試験は50%の個体がふ化した時点から試験を開始し、油球の割合がふ化時に比べて1%未満となった時点で試験終了とした。なお、開口時間の定義と試験開始後の経過時間については、第1章の内部栄養吸収と発育過程を調べた試験に準じた。

飼育方法 試験は2001年5月20日～5月25日にかけて1kL黒色ポリエチレン水槽3面を用いて実施した。各試験水槽の上部に60Wの蛍光電球1個を吊し、いずれの試験区も24時間の恒明条件とした。通気量は微量に調整し、海水の注水量は50mL/分で管理した。水温26℃区は2.2-kWの冷却器（TC-2200E，山一

Tabel 3-1. Some selected aspects examined in early larval *P. leopardus* under different temperature conditions

Temp. (°C)	Total length (mm)		Complete oil globule absorption	Volume of yolk sac (×10 ⁻⁴ mm ³)		Volume of oil globule (×10 ⁻⁴ mm ³)		Time (h) from hatching to		
	Hatching	Mouth opening		hatching	Mouth opening	Hatching	Mouth opening	Mouth opening	Exhaustion of endogenous nutrition*	Complete oil globule absorption
26	1.64 ± 0.10 ^a	2.65 ± 0.12 ^a	2.59 ± 0.13 ^a	2078 ± 256 ^a	8.7 ± 3.5 ^a	40.4 ± 4.1 ^a	1.4 ± 0.7 ^a	56	52	64
28	1.69 ± 0.10 ^{ab}	2.53 ± 0.09 ^b	2.47 ± 0.12 ^{ab}	1572 ± 485 ^b	12.2 ± 7.8 ^a	31.4 ± 1.4 ^b	1.3 ± 0.7 ^a	52	52	60
30	1.75 ± 0.06 ^b	2.53 ± 0.07 ^b	2.34 ± 0.17 ^b	1838 ± 53 ^{ab}	12.7 ± 5.7 ^a	32.6 ± 2.9 ^b	1.6 ± 0.9 ^a	52	52	60

Mean values in the same column with different superscript are significantly different (P<0.05). *Time when oil globule was consumed less than 5% from the initial volume.

製作所)を、また、水温28℃区と30℃区では1kWのヒーターとサーモスタットを用いて調温した。試験期間中の各区の水温は26℃区が $26.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、28℃区が $28.4 \pm 0.6^\circ\text{C}$ 、および30℃区が $30.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$ となり、設定水温をほぼ維持できた。スジアラ仔魚を安静状態に保ち、飼育水中のワムシの飢餓を防止する目的で、卵収容時から試験終了時まで、市販の冷蔵濃縮ナンノクロロプシス *Nannochloropsis* sp. (メルシャン) を細胞濃度が50万 cells/mLとなるように1日2回(9, 16時)添加した。ワムシの給餌基準とワムシの栄養強化方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

試料の採取と測定 ふ化から試験終了まで4時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚の測定方法は、第2章の内部栄養吸収と発育過程を調べた試験に準じた。

統計処理 各試験区間の卵黄と油球の体積および平均全長の差の検定は、第1章の内部栄養吸収と発育過程を調べた試験に準じた。

2. 初回摂餌試験

試験区の設定 本試験では100万粒の受精卵を後述する6つの試験区へそれぞれ収容した。実験に供した受精卵の卵径と標準偏差は $0.87 \pm 0.016\text{mm}$ ($n=60$)、ふ化率は51.2%であった。試験区とは別に摂餌開始の時間を調べるための観察専用の水槽(60kL八角型コンクリート水槽)を設け、この水槽へも100万粒の受精卵を収容した。仔魚の開口時(2日齢の18時)にワムシを20個体/mLの基準で与え、給餌後は1~2時間間隔でその水槽から約50尾程度の仔魚を採取し、ワムシの摂餌状況を調べた。その結果、3日齢の7時(0HAOF)に仔魚の摂餌率が50%以上に到達したため、その時間を摂餌開始の時間と定義し、本試験を開始した。摂餌開始の時間に上述した給餌基準でワムシを与える試験区を対照区(1区: Gp. 1)とし、1区から3時間後にワムシを与える区(2区: Gp. 2)、6時間後にワムシを与える区(3区: Gp. 3)、および9時間後にワムシを与える区(4区: Gp. 4)を設けた。一方、給餌区に対するネガティブコントロールとして無給餌区(5区: Gp. 5)の合計5試験区を設定した。5日齢の4時(45HAOF)に5区の試験区では全滅に近い状態であったため、その時点で試験終了とした。生残尾数は後述するように夜間計数によって算出し、3日齢と5日齢をそれぞれ試験開始および試験終了の生残尾数とした。本試験での試験開始後の経過時間(HAOF)については摂餌開始時を基準とした。

飼育方法 本試験は2004年5月19日~5月21日に室内の60kL八角型コンクリート水槽5面を用いて実

施した。各試験区の水槽上面には遮光率99%の寒冷紗を設置した。水槽中央部に蛍光灯4基8本(36W×8)を2組設置し、水槽表面で約1,000lx程度の照度が維持できるようにした。これらの2組の蛍光灯を用い、卵収容時から試験終了時までには24時間の恒明条件とした。各試験区の水面0cmの平均水中照度は718~920lx、水面下50cmでは497~684lxで推移した。開口時(2日齢の18時)から試験終了時(45HAOF)までの通気量は酸素0.5L/分、空気2.0L/分、海水の注水量は1.5kL/時間とした。各試験区の溶存酸素は7.39~10.79mg/Lで推移した。卵収容から試験終了まで28℃を維持し、各試験区の平均水温は28.0~28.2℃の範囲で推移した。淡水クロレラ(スーパー生クロレラV12, クロレラ工業)の添加方法、ワムシの給餌基準、およびワムシの栄養強化方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。生残尾数は、3と4日齢および5日齢の3回夜間にφ40mmの塩化ビニール製パイプを用いて水槽内の6箇所から約20Lを採水し、容積法により算出した。

試料の採取と測定方法 試験を開始した3日齢の7時(0HAOF)から同日の22時(15HAOF)までは3時間間隔、それ以降から試験終了(45HAOF)までは6時間間隔で試料の採取と測定を行った。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚の測定、ワムシ摂餌率、および平均摂餌数の算出方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

統計処理 各試験区間の平均全長と仔魚1尾当たりの摂餌数の差、および生残率の検定、並びにワムシ摂餌率とワムシ摂餌数の相関は、第1章の初回摂餌試験に準じた。

結 果

1. 異なる水温条件下でのスジアラ仔魚の内部栄養吸収と発育過程

各試験区のふ化仔魚($n=10$)の卵黄と油球体積は26℃区で $2,078 \pm 256$ と $40.4 \pm 4.1 \times 10^{-4}\text{mm}^3$ 、28℃区では $1,572 \pm 485$ と $31.4 \pm 1.4 \times 10^{-4}\text{mm}^3$ 、および30℃区では $1,838 \pm 53$ と $32.6 \pm 2.9 \times 10^{-4}\text{mm}^3$ であった。仔魚の卵黄は水温が最も高い30℃区ではふ化時の体積に対して6HAHで25%まで、また、48HAHには10%以下まで吸収された。26℃区と28℃区の仔魚の卵黄の吸収パターンは同様な傾向を示し、いずれも24HAHには50%まで減少していた。仔魚の油球の吸収パターンは3水温区で同様な傾向を示し、卵黄よりも緩やかに吸収される傾向が見られた(Fig. 3-1)。52HAHにいずれの試験区でも仔魚の油球の割合が5%以下とな

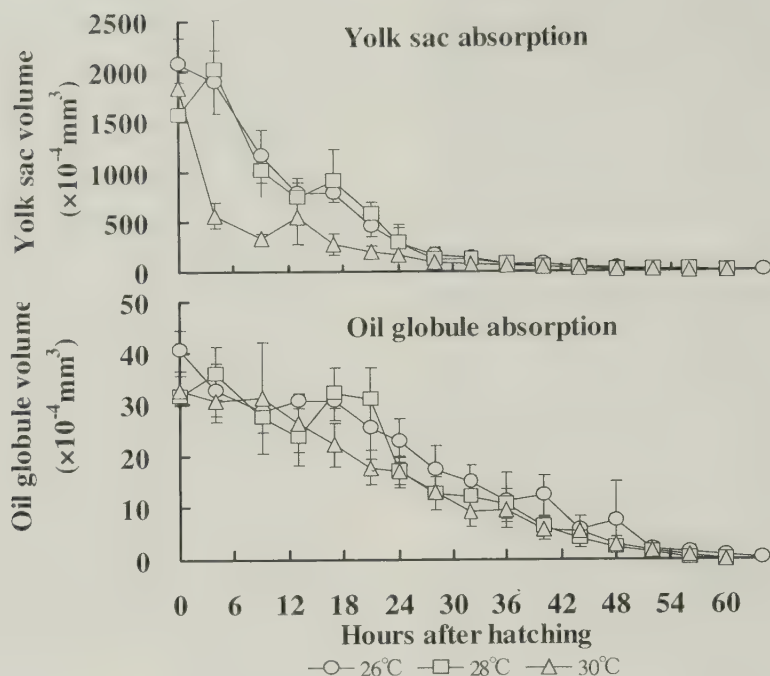


Fig. 3-1. Yolk sac (upper) and oil globule (lower) absorption in larval leopard coral grouper *P. leopardus* under different temperature conditions. Different symbol and bars indicate the mean value and standard deviation, respectively.

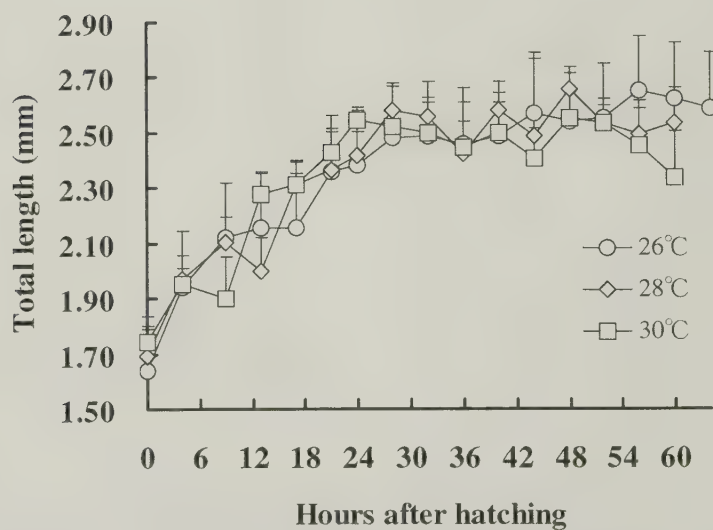


Fig. 3-2. Growth of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae from hatching to the time when the oil globule was consumed less than 5% of its initial volume.

り、油球が1%未満まで吸収された時間は26℃区が64HAH、28℃区と30℃区ではいずれも60HAHであった。仔魚の開口は、28℃区と30℃区では52HAHに、26℃区では56HAHに観察された (Table 3-1)。本試験では2日齢の17時にワムシを給餌したが、いずれの試験区も摂餌開始前に内部栄養が完全に吸収されていたために、試験を終了した。従って、ここでは各試験区の摂餌開始時間や摂餌状況等については言及しない。

各試験区のふ化仔魚の卵黄と油球の体積について有意差の検定を行ったところ ($n=10$)、前者では26℃区が28℃区よりも有意に体積が大きく ($P<0.01$)、26℃区と28℃区および28℃区と30℃区では有意差がなかった ($P>0.05$)。後者では26℃区が28℃区と30℃区よりも有意に体積が大きかったが ($P<0.01$)、28℃区と30℃区では有意差が認められなかった ($P>0.05$)。開口時のふ化仔魚の卵黄と油球の体積には各試験区間で有意差が認められなかった ($P>0.05$, Table 3-1)。一方、各試験区のふ化仔魚の全長の大きさについて有意差の検定を行ったところ ($n=10$)、30℃区が26℃区よりも有意に大きく ($P<0.05$)、26℃区と28℃区および28℃区と30℃区では有意差がなかった。また、開口時では26℃区が28℃区と30℃区よりも有意に大きく ($P<0.05$)、さらに、油球吸収時では26℃区が30℃区よりも有意に大きかった ($P<0.01$)。いずれの試験区でも48HAHまでの成長は水温に関係なく同様な傾向を示したが、30℃区のみはそれ以降から試験終了 (60HAH) までは負の成長を示した (Fig. 3-2)。

2. 初回摂餌試験

スジアラ仔魚のワムシ摂餌率の推移 5区を除く給餌3時間後の各試験区の平均摂餌率を調べたところ、1区と2区は95%、3区は85%、および4区は35%であり、4区の平均摂餌率が給餌区の1～4区の中では最も低かった。給餌3時間後から試験終了 (45HAOF) までの平均摂餌率は1区が72.0%、2区が72.2%、3区が63.8%、および4区では46.4%であり、9HAOFにワムシを与えた4区のみは試験期間中を通して平均摂餌率が1～3区よりも低く推移した (Fig. 3-3)。1～4区の各観察時間のワムシ摂餌率の全体平均と後述するワムシ摂餌数の全体平均との相関を調べたところ、両者の間には有意な相関 ($P<0.01$) が認められ、ワムシ摂餌率はワムシ平均摂餌数と連動して変動していた。

仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数の比較 各試験区間における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の違い

を見るために、有意差の検定を行った。その結果、9HAOFでは1区が3区に比べて有意に多く摂餌し ($P<0.05$)、21HAOFでは4区が1区と2区に比べて摂餌数が有意に劣った ($P<0.01$)。さらに、試験終了時 (45HAOF) では1区は2区よりも摂餌数が有意に少なかったものの ($P<0.01$)、1区は3区と4区よりも有意に ($P<0.01$)、また、2区は3区と4区よりも有意に多く摂餌していた ($P<0.01$)。このように、仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数は、1区と2区が3区と4区よりも有意に多い傾向にあった (Fig. 3-4)。また、1～4区の仔魚1尾当たりの平均摂餌数のピークは初回給餌の時間が異なっても3日齢では13～16時、4日齢では10～16時に観察された。

成長と生残 各試験区の試験開始時 (0HAOF) と試験終了時 (45HAOF) の平均全長をt検定で調べたところ、試験開始時よりも有意に大きかったのは1区 ($P<0.01$) と2区 ($P<0.01$) であった。3区と4区では有意差がなく ($P>0.05$)、一方、5区では試験開始時よりも有意に小さかった ($P<0.01$, Fig. 3-5)。

試験開始時と試験終了時における各試験区間の平均全長の有意差の検定を行った (Table 3-2)。その結果、前者では各試験区間で有意差は認められなかった ($P>0.05$)。しかし、後者では1区と2区では有意差がなかったが ($P>0.05$)、1区と2区は3区～5区よりも有意に大きかった ($P<0.01$)。さらに、3区と4区では有意差が認められなかったが ($P>0.05$)、3区、4区はいずれも5区よりも有意に大きかった ($P<0.05$)。

試験終了時の生残率は、1区と2区は41.4%と42.3%とあった。3区では33.7%、4区では20.4%となり、無給餌区の5区では0%であり、初回摂餌の時間が遅れることによって生残率が低下する傾向が認められた (Table 3-2)。

考 察

スジアラ仔魚の卵黄は最も水温の高い30℃区で他の2試験区よりも早く吸収される傾向があったが、油球は26～30℃区の試験区でいずれも同様な吸収パターンを示した (Fig. 3-1)。本種仔魚の開口は水温26℃区で56HAH、水温28℃区と30℃区では52HAHに観察され、いずれの試験区でも52HAHには油球の割合がふ化時に比べて5%未満まで減少し、開口時点で内部栄養をほぼ吸収していた (Fig. 3-1, Table 3-1)。また、開口時の各区の全長には有意差は認められず、ふ化から48HAHまでの成長は水温に関係なくいずれ

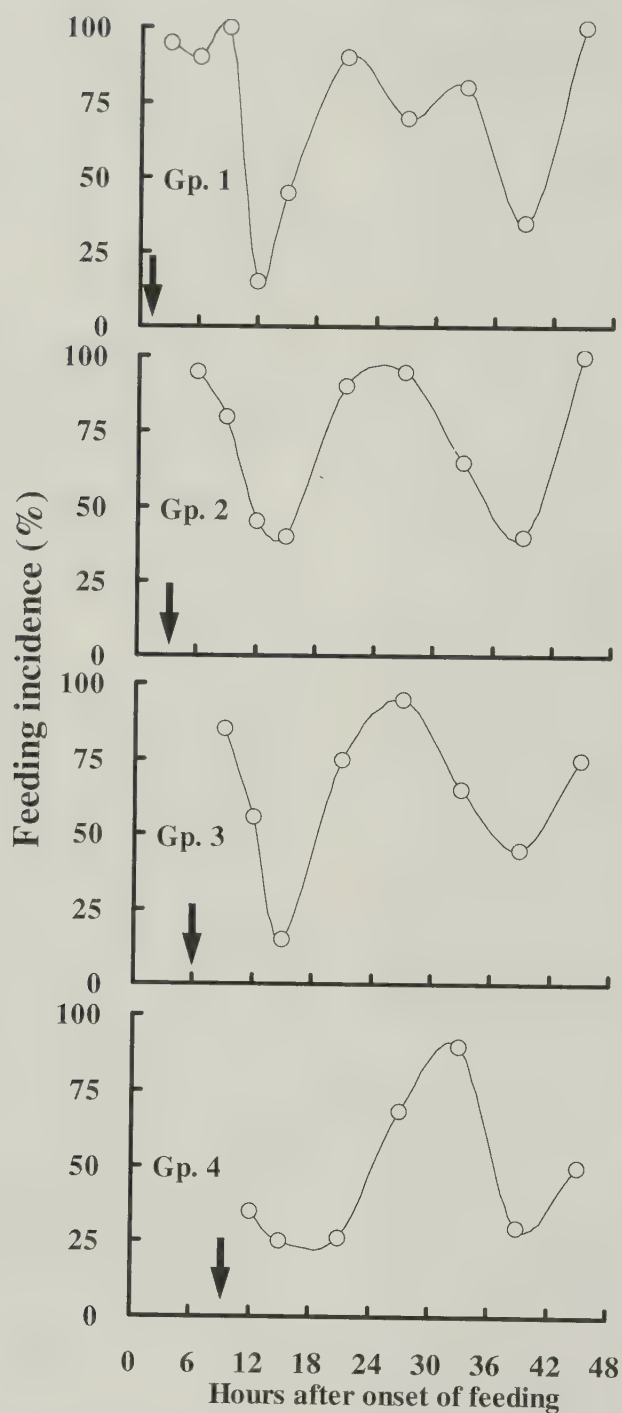


Fig.3-3. Changes in feeding incidence of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae fed rotifers between Gp.1 and Gp. 4. Negative control of Gp. 5 is starved. Closed arrow indicates the initial feeding.

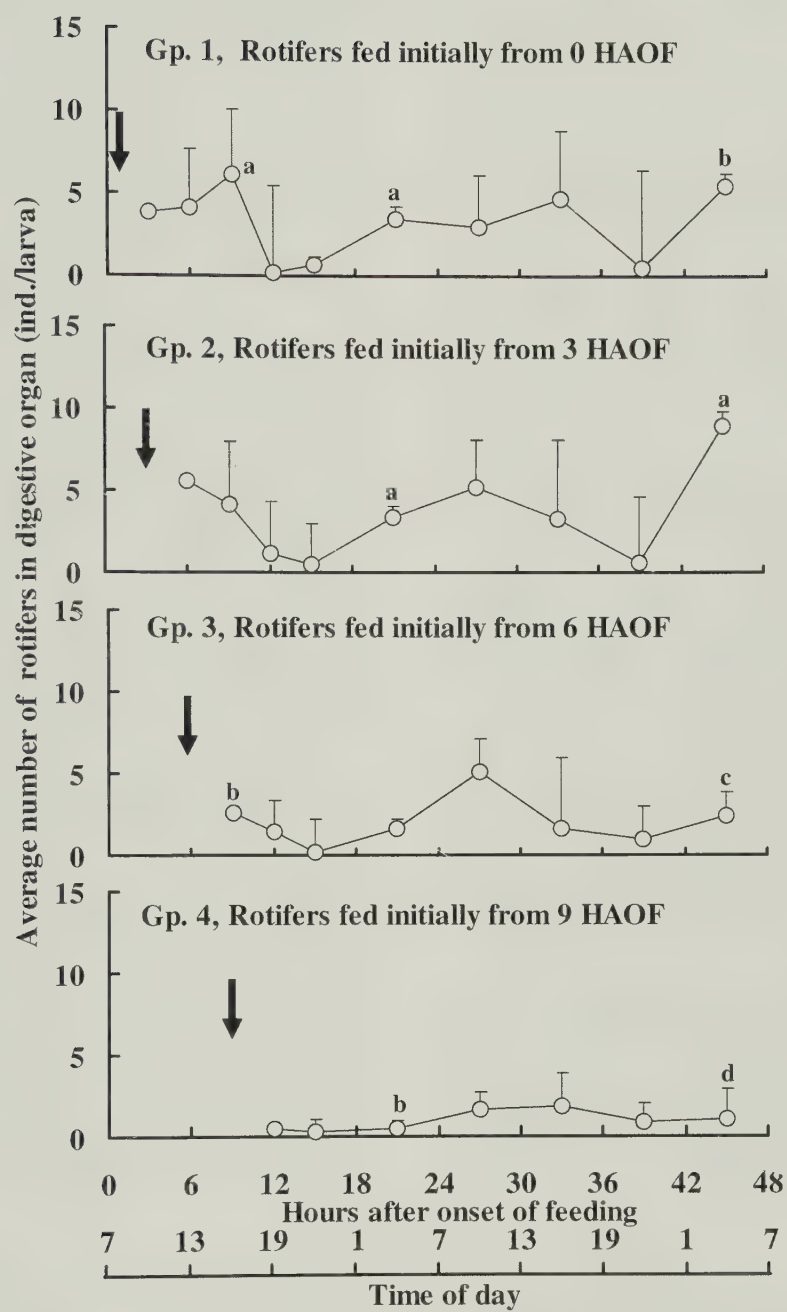


Fig.3-4. Diel changes in average number of rotifers in the gut of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae between Gp. 1 and Gp. 4. Negative control of Gp. 5 is starved. Arrow indicates the initial feeding time. Different letters represent significant difference among Gp. 1-4 (one-way ANOVA, shceff's test, a>b>c>d).

の試験区でも同様な傾向であった。しかし、30℃区のみは52HAH から試験終了（60HAH）まで負の成長を示した（Fig. 3-2, Table 3-1）。マハタ属のヤイトハタでは水温の違いによって仔魚の卵黄と油球の吸収パターンが異なり、25～31℃の水温条件下での成長は高水温区ほど早く進み、かつ、内部栄養も早く吸収されることが示されているが（第1章）、スジアラ仔魚でも同様に内部栄養は早い時期に吸収された。Toledo *et al.* (2002) はチャイロマルハタ *E. coioides* で異なる塩分と通気量が仔魚の油球吸収速度等に与える影響を調べており、6日齢では0.62mL/分の最も低い通気量、また16pptの塩分で油球体積が最も大きかったと報告しており、卵黄は水温のみでなくその他の環境条件によっても左右されることを示唆している。しかし、いずれにしろ本種仔魚のように外部栄養に切り替わる前に開口時点で既に内部栄養を完全に吸収する特徴を持つ魚種は飼育条件下では不利であると言わざるを得ない。実際、本論においても第4章で本種仔魚では内部栄養から外部栄養に切り替わる3日齢の摂餌量が5日齢の生残と相関があり、初回摂餌の重要性が指摘されている。Yamashita and Aoyama (1986) は初回摂餌の時間を任意に遅らせて仔魚がある一定の飢餓条件後に発育できるかどうかを調べ、イカナゴでは卵黄の吸収時期は生残に対して危機的なものではないと結論付けている。ハタ類のように初期減耗が大きい魚種では摂餌開始からの回復可能な絶食耐性時間を調べることは、減耗機構を解明する上で特に重要である。

そこで、筆者はスジアラ仔魚の回復可能な絶食耐性時間を把握するため、水温28℃の温度条件下で摂餌開始時から3時間ずつ初回摂餌の時間を遅らせ、初回摂餌後の仔魚の摂餌、成長、および生残に及ぼす影響を調べた。その結果、対照区（1区）と対照区か

ら3時間後にワムシを給餌した2区のみは試験終了時（45HAOF）に正の成長を示したが、対照区から6時間と9時間遅らせた3区と4区では成長が停滞あるいは負の成長を示した（Fig. 3-5, Table 3-2）。一方、ネガティブコントロールとして飢餓条件とした5区では6HAOFを境として試験終了まで負の成長を示した（Fig. 3-5, Table 3-2）。この負の成長へ転じた時間（6HAOF）は、ふ化66時間後に相当し、上述した水温試験の結果に基づくと、内部栄養（油球）を完全に吸収した時間（60HAH）にほぼ一致していた。また、3区では5区の負の成長へ転じた時間（6HAOF）に初回給餌を行っているにも関わらず、成長と生残に悪影響が生じている。この時間がスジアラ仔魚の飢餓に耐えうる回復可能な絶食耐性時間と考えられ、本種では内部栄養から外部栄養に切り替わる栄養転換期のみならず、絶食耐性の転換期も極めて短いのが特徴的であった。

本試験では初回摂餌の給餌時間が異なっているにも関わらず、給餌群（1～4区）の摂餌率とワムシ摂餌数の日内変動はほぼ一致しており（Fig. 3-3, 4）、両者の間には有意な相関が認められた（ $P<0.01$ ）。このような摂餌の日内変動は、ヤイトハタ（第1章）とキジハタ（第2章）でも観察されており、スジアラでもかなり初期の段階から摂餌の日周リズムを有することが推察された。

大西洋ニシン *Clupea harengus* (Blaxter and Hempel, 1963), plaice *Pleuronectes platessa* (Blaxter and Ehrlich, 1974), grunion *Leuresthes tenuis* (May, 1971), イカナゴ *Ammodytes personatus* (Yamashita and Aoyama, 1986) などの魚種は回復可能な耐性時間がふ化後5日以上あり、飢餓に対して強い魚種であることが報告されている。これらの魚種は、plaiceを除いて沈性卵あるいは粘着卵でふ化仔魚のサイズが大

Table 3-2. Effects of delayed initial-feeding on mean survival rate and mean total length in leopard coral grouper *P. leopardus* at the end of the experiment

Gp. no.	Delay of initial-feeding (hours)	Number of larvae $\times 10^4$ (individuals)		Survival rate (%)	Mean total length $\pm$ SD (mm)	
		Initial at	Final at		Initial at	Final at
		3 DAH ^{*1}	5 DAH		0 HAOF ^{*2}	45 HAOF
1	0	40.3	16.7	41.4	2.61 $\pm$ 0.07 ^a (n=20)	2.81 $\pm$ 0.13 ^a (n=20)
2	3	42.1	17.8	42.3	2.67 $\pm$ 0.04 ^a (n=20)	2.78 $\pm$ 0.14 ^a (n=20)
3	6	44.5	15.0	33.7	2.56 $\pm$ 0.10 ^a (n=20)	2.57 $\pm$ 0.15 ^b (n=20)
4	9	40.7	8.3	20.4	2.58 $\pm$ 0.09 ^a (n=20)	2.55 $\pm$ 0.09 ^b (n=20)
5	— ^{*3}	43.9	0	0	2.59 $\pm$ 0.07 ^a (n=20)	2.40 $\pm$ 0.10 ^c (n=20)

Mean value in the same column with different subscript are significantly different ($P<0.05$).
^{*1}: DAH is expressed as days after hatching; ^{*2}: HAOF is expressed as hours after onset of feeding; ^{*3}: No food.

さく、冷水性であることなどの特徴を有する。一方、サワラ *Scomberomorus niphonius* 仔魚では 4～6 日齢までに初回給餌を行うと 90% 以上の生残を示すが、それが 1 日齢遅れると生残率が 20% まで急減に低下する (Shoji *et al.*, 2002)。Houde (1974) は Lined sole *Achirus lineatus*, bay anchovy *Anchoa mitchilli*, および sea bream *Archosargus rhomboidalis* の 3 魚種を試験に供し、これらの critical point はふ化後 2.5～3.5 日にあると推察している。このような魚種では浮性卵で比較的暖水域に生息し、ふ化数日間後に大きな減耗が生じるのが特徴である。

Kohno (1998) は、回復可能な絶食耐性時間を調べていないが、摂餌開始から内部栄養を完全に吸収するまでの時間を 6 種の海産魚類と比較し、マハタ属の *E. coioides* と *E. fusoguttatus* の 2 種がそれらの中では吸収時間が最も早く、前者で 28.5 時間、後者では 25.0 時間、また、両種とも摂餌開始時には卵黄と油球を僅かながら有すると報告している。また、マハタ属のヤイトハタ *E. malbaricus* では摂餌開始から 9 時間後に内部栄養を完全に吸収し、いずれも摂餌開始時には油球と卵黄が僅かながら残存する (第 1 章)。ハタ類では本種の他にヤイトハタとキジハタで回復可能な絶食耐性時間が調べられており、両者はいずれも 6 HAOF であり、この絶食耐性時間と内部栄養を完全に吸収した時間とが一致したと報告されている (第 1, 2 章)。これに対して、スジアラ仔魚では摂餌開始の時点で既に内部栄養を完全に吸収し、また、回復可能な絶食耐性時間がヤイトハタとキジハタと同様に 6 時間という生物学的な特性を有す。このような生物学的な特性が本種の種苗生産を困難にしている原因であると考えられる。この結果は、本研究の第 4 章で示した本種仔魚では内部栄養から外部栄養に切り替わる 3 日齢の摂餌量が 5 日齢の生残と相関があるとの指摘を裏付けている。

本研究により、スジアラ仔魚の初期減耗は摂餌開始から僅か 6 時間の間に何らかの摂餌不良によって生じている可能性が極めて高いことが明らかになった。従って、本種仔魚の初期減耗を回避するには初回摂餌から 6 時間の間に如何に効率良く、かつ適正な量の餌料を摂餌できるような飼育環境を整えることが重要であり、小型サイズのワムシの給餌 (第 4 章) や夜間の電照飼育 (第 5 章) は有効な飼育手法であると考えられる。

第 4 章 サイズの異なる 2 タイプのワムシがスジアラ *Plectropomus leopardus* 仔魚の初期摂餌と初期生残に及ぼす影響

第 1～第 3 章ではヤイトハタ、キジハタ、およびスジアラのハタ類 3 種の内部栄養を完全に吸収する時間と飢餓耐性の時間とがほぼ一致することを明らかにし、ハタ類では外部栄養に切り替わる際の摂餌に関わる飼育条件の重要性を指摘した。

本章では、ハタ類の飼育条件の中でも重要な要因となる初期餌料のワムシを例にとり、0 日齢から 5 日齢までに焦点を絞って、量産規模でサイズの異なる 2 タイプのワムシがスジアラ仔魚の摂餌生態、初期生残、およびトリプシン活性に与える影響を検討した。

材料と方法

親魚と卵の回収 産卵に供した親魚は、八重山栽培漁業センターで養成した天然魚 (全長 49.0～72.5 cm, 体重 2.0～8.1 kg) である。親魚は、八重山栽培漁業センターの 200 kL 陸上水槽 2 面にそれぞれ 31 尾を収容した。雌雄の内訳は雄 4～5 尾と雌 26～27 尾であった。これらの親魚から自然産卵によって得られた受精卵を産卵した日の翌朝に回収した。1 回目は 372 万粒の受精卵を採卵し、100 L の卵管理水槽 (アルテミア用ふ化水槽) 2 面を用いて 1.9 万粒/L の密度で、2 回目は 450 万粒を採卵し、1 回目と同様に 2.3 万粒/L の密度で卵管理を行った。回収した受精卵は、紫外線処理海水で洗卵後、卵管理水槽に一時的に収容した。収容後は、容積法により浮上卵と沈下卵を計数し、計数後は、約 5 分程度静置し、水槽の底面部に沈下した沈下卵を底面部に接続されたバルブを開いて取り除いた。卵管理水槽には、中央に 1 個のエアストーンを垂下して通気を施し、クッパー氏胞形成まで流水 (2.5～5.0 L/分) で 4～6 時間の卵管理後、陸上の 60 kL 八角型コンクリート水槽へ等分に分けて収容した。

試験区の設定と仔魚の飼育方法 八重山栽培漁業センターで培養した S 型ワムシ (*Brachionus rotundiformis*; 以下、S ワムシ) とそれよりも背甲長の小さい S 型ワムシタイ株 (以下、タイワムシ) の 2 タイプのワムシをスジアラ仔魚の初期餌料として試験に供した。本試験は、60 kL 八角型コンクリート水槽を使用し、上述したワムシを用いてタイワムシ給餌区と S ワムシ給餌区を設け、2 回の試験で合計 5 事例の飼育を行った (Table 4-1)。2 回目の試験では、両試験区の他に、水槽上面を完全に覆って 24 時間の恒暗条件としたタイワムシ給餌区に対するネガティブコ

Table 4-1. Experimental conditions of mass rearing trials for first feeding larvae of leopard coral group *P. leopardus*

Expt. no.	Trials. no.	Strain of rotifer	Rotifer density (ind./mL)	Water exchange (%/day)	Light condition	Duration of experiment (day)
I	1	Thai-type	15	30	ambient	July. 5 ~ Jul. 9 2000 (5)
	2	S-type	15	30	ambient	July. 5 ~ Jul. 9 2000 (5)
II	3	Thai-type	15	30	ambient	Aug. 8 ~ Aug. 12 2000 (5)
	4	S-type	15	30	ambient	Aug. 8 ~ Aug. 12 2000 (5)
	5	Thai-type (negative control)	15	30	L:D=0:24	Aug. 8 ~ Aug. 12 2000 (5)

ントロール区を設定した。この試験区のねらいはタイワムシを給餌するものの、24時間の恒暗条件下で仔魚が摂餌可能かどうかとその後の生残を調べるために設けたものである。なお、八重山栽培漁業センターにおける試験期間中の自然の明暗リズムは6時から19時までの13時間が明、また、19時から6時までの11時間が暗であった。

本試験では、原則として卵収容から試験終了まで水温は自然条件、ワムシの飼育水中の密度は15個体/mL、換水方法は終日30%/日の流水方式、また、ナンノクロロプシス *Nannochloropsis* sp. の添加は飼育水中の密度50万 cells/mL を基準として行った。ワムシの給餌は全ての飼育事例で仔魚が開口し摂餌を始める前日の2日齢の16時に行い、3~5日齢は10時と15時の1日2回飼育水中のワムシ密度を計数後に基準量の不足分を追加した。タイワムシとSワムシはいずれもスーパー生クロレラ (1.5L/ワムシ10億個体) で6~22時間の栄養強化後に給餌した。

生残尾数は、試験終了まで毎日夜間にφ40mmの塩化ビニール製パイプを用いて水槽内の6ポイントから約20Lを採水し、容積法により算出した。

試料の採取と測定方法 本試験に供した仔魚は3日齢の4時に100%の割合で開口したことから、試料の採取を同日の5時から開始した。摂餌開始日となる3日齢の5時から翌日の17時まで、24~5時の時間帯を除いて2時間間隔で飼育水中の水温、水面上30cmの照度 (IM-5, Topcon) と水面下100cmにおける水中照度 (ALM-1, Alec), さらに、溶存酸素量 (55/12FT, YSI) を測定した。また、水槽内の4ポイントから2Lビーカーを用いて約18Lを採水し、実験室に運んでからワムシ密度を計数後、仔魚のみを1Lビーカーに濃縮して選別した。各観察時間に採取された各試験区の20尾の仔魚の測定、ワムシ摂餌率、および平均摂餌数の算出方法は、第1章の初回摂餌試験に準じた。上述した試料の他に、両試験区の飼育水中におけるワムシの体長組成の変動を調べるために、5%海水ホルマリン溶液で200個体以上のワムシを固定し、後日背甲

長を生物顕微鏡で測定した。さらに、両試験区から約50尾の仔魚を任意に採取し、5%海水ホルマリン溶液で固定し、後日仔魚の口幅を生物顕微鏡で測定した。

本研究における最大平均摂餌数は5~21時の時間帯で仔魚1尾当たりの平均摂餌数が最も高かった値と定義した。

トリプシン活性の分析 2回目の試験では、両試験区とネガティブコントロール区における仔魚の消化酵素活性を調べるために、各サンプリング時に仔魚10尾を1尾ずつエッペンドルフチューブに入れて-80℃の冷凍庫に保存し、後日分析に供した。トリプシン活性は仔魚1個体ずつの活性測定が可能な Ueberschär (1995) の測定方法に従い、トリプシンの基質としては *N* α-benzoyl-L-arginin-methyl-coumarinylamide を用いた。活性は各サンプリング時の10個体それぞれについて測定し、全活性 (Total activity: unit/min./individual) で示した。

統計処理 両試験区間における仔魚1尾当たりの摂餌数とワムシ背甲長の差は、分散に差がないことを確認後、Student の *t* 検定で検定を行った。有意水準は $P < 0.05$ とし、有意差が認められた値についてのみは $P < 0.01$ で再度調べた。

結 果

飼育環境 試験期間中の溶存酸素 (DO) はネガティブコントロール区の飼育事例が8.13~8.67mg/Lで最も高く、残りの4飼育事例では5.67~8.67mg/Lの範囲で推移した。飼育水温は28.0~29.2℃、水面上30cmの照度は0~82,600lxで推移した。また、水面下100cmの照度は、0~20,000lxの範囲で推移した (Fig. 4-1)。

ネガティブコントロール区では寒冷紗と水槽壁面の間隙から入射する光の影響で1回のみ50lxの水中照度が測定されたが、それ以外では終日0~31lxと低かった。

仔魚の全長と口幅長との関係 1回目の試験の3日

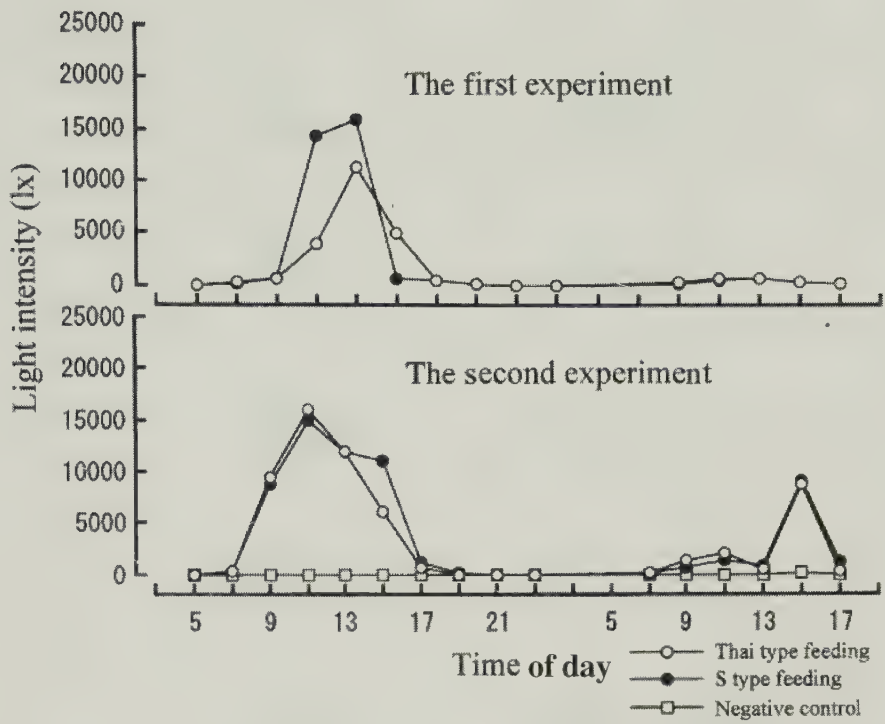


Fig. 4-1. Light intensities at less than 100 cm from the water surface in the first and the second experimental trials conducted on 3-4 days after hatching.

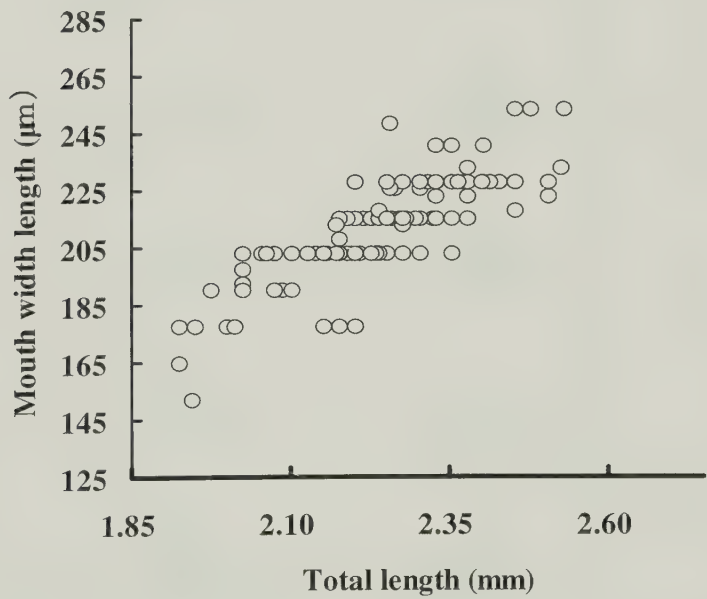


Fig. 4-2. Relationship between total length and mouth width length in leopard coral grouper *P.leopardus* larvae.

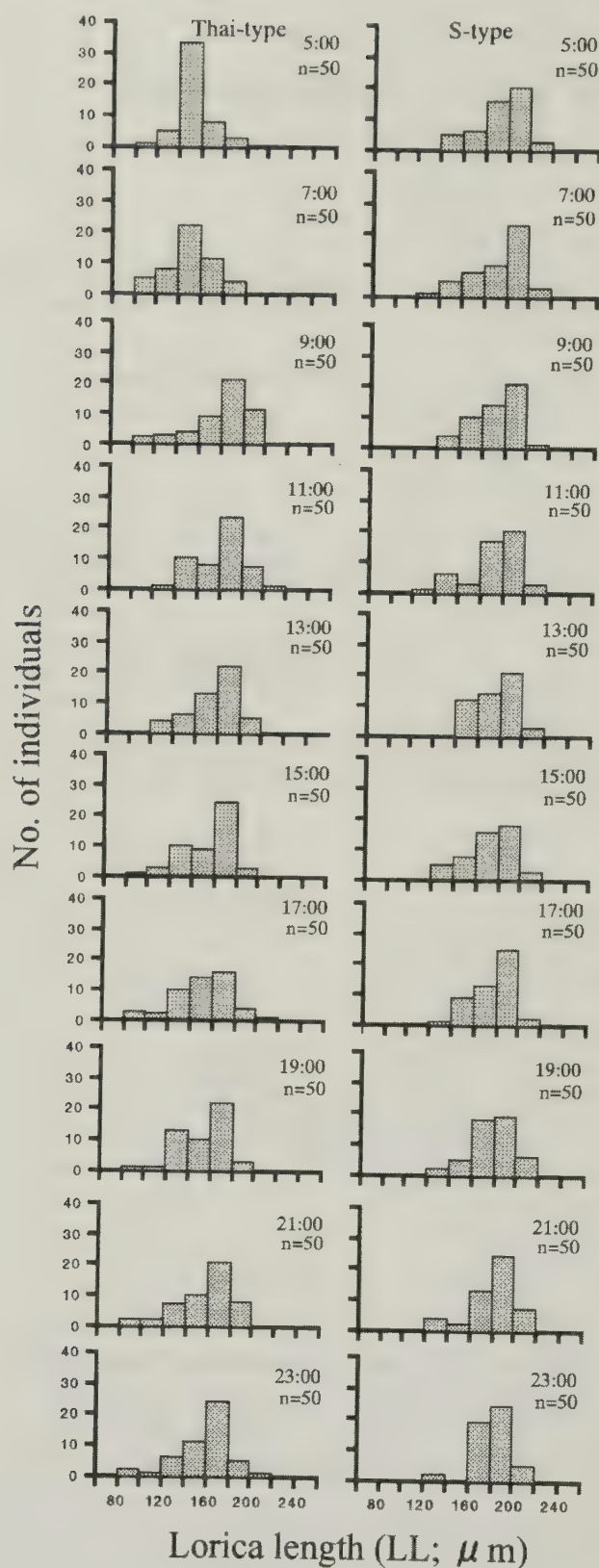


Fig. 4-3. Comparison of size distribution between Thai and S-type rotifer of lorica length (LL) used in the first experimental trial on 3 days after hatching.

齢(7時)と4日齢(7時)のタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区の仔魚の全長と口幅長を測定し、両区のそれぞれの値を t 検定で調べたところ、いずれも有意差は認められなかった($P>0.05$)。従って、ここでは両区の両者の値を平均化して示すと、3日齢の平均全長と平均口幅長はそれぞれ $2.29\pm 0.11\text{mm}$ ($n=119$)と $212.8\mu\text{m}\pm 13.9$ ($n=119$)、また4日齢ではそれぞれ $2.32\pm 0.11\text{mm}$ ($n=104$)と $218.5\mu\text{m}\pm 18.7$ ($n=104$)であった。さらに、2回目の試験についても1回目と同様に両区の仔魚の全長と口幅長には t 検定では有意差がなかった($P>0.05$)。従って、両者の値を平均化して示すと3日齢の平均全長と平均口幅長はそれぞれ $2.25\pm 0.10\text{mm}$ ($n=107$)と $199.2\mu\text{m}\pm 16.3$ ($n=107$)であった。4日齢の全長と口幅長はそれぞれ $2.21\pm 0.13\text{mm}$ ($n=110$)と $208.4\mu\text{m}\pm 15.9$ ($n=110$)であった。さらに、3~4日齢における全長と口幅長の関係性を調べたところ、 $\text{MWL}=102.25\text{TL}-22.31$ ($n=247$, $r^2=0.57$)となった。ここで、MWLは口幅長、TLは全長、 n は測定尾数、および r は相関係数を示す(Fig. 4-2)。

ワムシの背甲長組成の変化 1回目の試験の3日齢の5~23時に測定したタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区における飼育水中のワムシ背甲長組成の経時変化をFig. 4-3に示した。タイワムシ給餌区のワムシ平均背甲長は $150.7\pm 24.7\mu\text{m}$ ($n=500$, 平均 $\pm$ 標準偏差)であった。タイワムシ給餌区のワムシ平均背甲長は5時と7時にはモードの中心が $120\sim 140\mu\text{m}$ にあり、 $130\mu\text{m}$ 以下のワムシは全体の51%存在した。しかし、それ以外の時間帯では $160\sim 180\mu\text{m}$ に中心があったが、各時間帯で $80\sim 100\mu\text{m}$ サイズの小型ワムシが少なくとも2.8%は存在した。一方、Sワムシ給餌区のワムシ平均背甲長は $174.8\pm 19.8\mu\text{m}$ ($n=500$)となり、 $130\mu\text{m}$ 以下のワムシはタイワムシとは異なり全体の僅か7%しか存在せず、調査した全ての時間帯でタイワムシよりも有意に大きく($P<0.01$)、 $80\sim 100\mu\text{m}$ サイズの小型ワムシは0.1%以下しか存在しなかった。

2回目の試験においても3日齢の5~23時に測定したタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区の飼育水中におけるワムシの背甲長組成の経時変化は1回目とほぼ同様であった。タイワムシ給餌区のワムシ平均背甲長は $138.4\pm 15.1\mu\text{m}$ ($n=500$)、Sワムシ給餌区では $162.3\pm 22.6\mu\text{m}$ ($n=500$)となり、調査したすべての時間帯で前者の試験区のワムシ平均背甲長が後者のものよりも有意に小さかった($P<0.01$)。

スジアラ仔魚のワムシ摂餌率の日内変動 1回目の試験では両区ともに初期摂餌は、3日齢の7時に5%の割合で観察された。50%以上の平均摂餌率はタイワ

ムシ給餌区では9時に観察され、その際の仔魚の全長は $2.46\pm 0.10\text{mm}$ ($n=20$, 平均値 $\pm$ 標準偏差)であった。また、Sワムシ給餌区では2時間遅れて11時に50%以上の平均摂餌率が観察され、仔魚の全長は $2.44\pm 0.09\text{mm}$ ($n=20$)であった。両区ともに平均摂餌率は13~21時までは60~95%と高く推移したものの23時から急激に低下した(Fig. 4-4)。4日齢の7時以降は前日と同様な摂餌傾向を示した。

2回目の試験における初期摂餌はタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区のいずれも9時に観察され、前者では5%、後者では15%であった。50%以上の平均摂餌率はタイワムシ給餌区で11時に観察され、その際の仔魚の全長は $2.42\pm 0.11\text{mm}$ ($n=20$)であった。また、Sワムシ給餌区では2時間遅れて13時に観察され、仔魚の全長は $2.31\pm 0.11\text{mm}$ ($n=20$)であった。両区の平均摂餌率は1回目と同様に21時以降からは急激に低下した。4日齢の7時以降は前日と同様な摂餌傾向を示した(Fig. 4-4)。一方、タイワムシのネガティブコントロール区では11時に初期摂餌が5%の割合で観察されたものの、摂餌率は上昇せずに0~15%と低めに推移した。

仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数の比較 両試験区間における仔魚1尾当たりの平均摂餌数の違いを調べるために、ワムシの摂餌率が50%を超えた時間帯について有意差の検定を行った。その結果、1回目の試験の3日齢では15時($P<0.01$)、17時($P<0.05$)および19時($P<0.05$)の時間帯でタイワムシ給餌区の仔魚がSワムシ給餌区よりも有意にワムシを数多く摂餌していた。しかし、4日齢になるとワムシの摂餌数の有意差は各時間帯で認められなかった(Fig. 4-5)。

2回目の試験では3日齢の11時の時間帯でタイワムシ給餌区の仔魚がSワムシ給餌区よりも有意に多く摂餌していた($P<0.01$)。一方、タイワムシのネガティブコントロール区では、平均摂餌数は0.25個体/尾以下と他の2区よりも明らかに劣った。

成長と生残 1回目の試験終了時(5日齢)における平均全長はタイワムシ給餌区で2.59mm、また、Sワムシ給餌区では2.63mmとなり、両試験区間では差が認められなかった。2回目の試験では前者が2.50mm、後者が2.52mmとなり1回目と同様に大きさの違いは認められなかった(Table 4-2)。一方、試験終了時の生残を比較したところ、1回目ではタイワムシ給餌区で31.7%、Sワムシ給餌区では5.9%、また、2回目では前者が13.3%、後者が6.2%となり、いずれの試験でもタイワムシ給餌区の生残がSワムシ給餌区よりも高かった。一方、ネガティブコントロール

Table 4-2. Results of mass rearing trials for first feeding larvae of leopard coral grouper *P. leopardus*

Expt. no.	Trials. no.	Strains of rotifer	No. of larvae ($\times 10^4$)		Survival rate (%)	Total length (mm)	
			Initial	Final		Initial	Final
I	1	Thai-type	142.4	45.2	31.7	2.35 $\pm$ 0.10	2.59 $\pm$ 0.15
	2	S-type	146.7	8.7	5.9	2.35 $\pm$ 0.10	2.63 $\pm$ 0.22
II	3	Thai-type	125.3	16.7	13.3	2.28 $\pm$ 0.09	2.50 $\pm$ 0.26
	4	S-type	121.8	7.5	6.2	2.28 $\pm$ 0.09	2.52 $\pm$ 0.16
	5	Thai-type (negative control)	127.5	0	0.0	2.28 $\pm$ 0.09	—

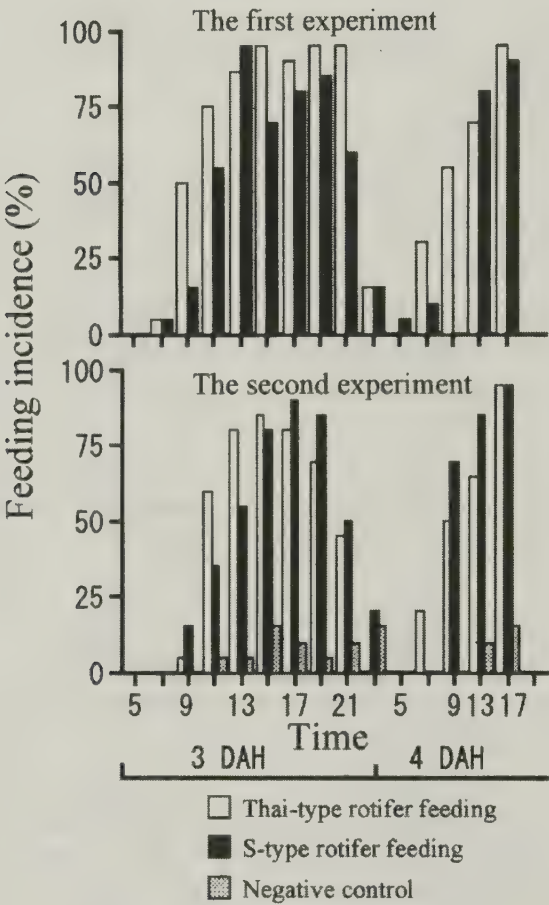


Fig.4-4. Differences in feeding incidence of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae maintained in three different feeding conditions:Thai-type rotifer, S-type rotifer, and negative control tanks on 3-4 days after hatching.

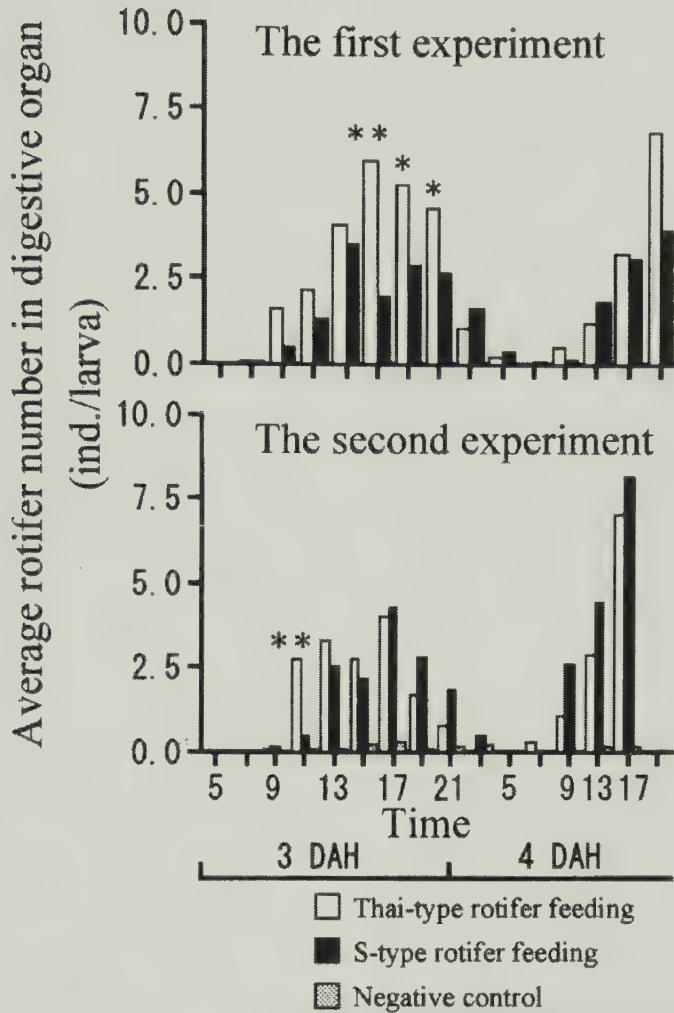


Fig.4-5. Differences in average rotifer number in the gut of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae maintained in three different feeding conditions: Thai-type rotifer, S-type rotifer, and negative control tanks on 3-4 days after hatching. *, Significant difference at $P<0.05$ and **, significant difference at $P<0.01$, respectively.

区では5日齢に全滅した (Table 4-2)。

トリプシン活性値の日内変動 2回目の試験におけるタイワムシ給餌区、Sワムシ給餌区およびネガティブコントロール区のトリプシン活性値の日内変動を Fig. 4-6 に示した。タイワムシ給餌区とネガティブコントロール区では3日齢の9時に、Sワムシ給餌区では同日の11時に活性値のピークが見られた。また、ネガティブコントロール区では同日の11時に、タイワムシ給餌区では同様に21時、およびSワムシ給餌区では同様に23時に活性値が最も低かった。4日齢ではタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区では緩やかな増減を繰り返したが、ネガティブコントロール区では13時に

顕著な活性の上昇が観察された。

タイワムシ給餌区、Sワムシ給餌区およびネガティブコントロール区の3試験区における平均のトリプシン活性値と仔魚1尾当たりの平均摂餌数との関係を調べた。これらの試験区の相関係数はそれぞれ $r^2=0.006$, $r^2=0.076$, および $r^2=0.016$ となり、いずれの試験区でも両者の間では相関は認められなかった。

考 察

スジアラ仔魚の初回摂餌は1回目の試験では3日齢の7時、2回目の試験では9時に両試験区で同時に観

察された。しかし、仔魚のワムシ摂餌率が50%に到達する時間帯は試験区間で異なり、タイワムシ給餌区がいずれの試験でも2時間早かった (Fig. 4-4)。また、3日齢における仔魚1尾当たりの平均摂餌数を両試験区間で比較したところ、1回目の試験ではタイワムシ給餌区の仔魚が13、15および17時の時間帯で、2回目の試験では11時の時間帯でSワムシ給餌区の仔魚よりも有意に多く摂餌していた (Fig. 4-5)。タイワムシ給餌区のワムシ平均背甲長のモードを観察すると、初回摂餌が見られた3日齢の7時にはモードの中心が120~140 μm にあり、約半分 (51%) の個体が130 μm 以下の小型ワムシであったが、9時以降のモードは160~180 μm に移行した。この理由はスジアラ仔魚が130 μm 以下の小型サイズのワムシを選択的に摂餌し、その結果として、大型のワムシが飼育水中に取り残され、タイワムシの背甲長のモードが160~180 μm に移行したものと推察された。これに対して、Sワムシ給餌区のワムシ平均背甲長のモードの中心は160~180 μm にほぼ一定しており、タイワムシのように小型サイズから先に摂餌されている兆候は観察されなかった。実際、升間・竹内 (2001) は開口当日の3日齢のスジアラ仔魚を試験に供し、3タイプのワムシ (タイワムシ、Sワムシ、L型ワムシ) を給餌し、仔魚のワムシサイズに対する Ivlev の摂餌選択指数を求め、平均背甲長130 μm のワムシを選択的に摂餌したと報告しており、本章の結果と良く一致した。また、田中ら (2005) は、マハタを供試魚として用い、Chesson の餌選択指数により仔魚のサイズによるワムシ類の摂餌選択性を調べ、4日齢の仔魚では平均背甲長 $121.5 \pm 15.2 \mu\text{m}$ の小型ワムシを選択的に摂餌し、発育に伴い小型サイズのワムシから大型サイズのワムシへと摂餌選択性が移行したと報告している。また、スジアラでは4日齢になるといずれの試験でもその摂餌数に両試験区間で有意差が認められなかったのは、ワムシタイプの違いに関係なくスジアラ仔魚が平均背甲長162 μm 程度のSワムシでも摂餌できる能力を備えるようになったものと推察でき、その際の仔魚の平均全長と平均口幅長はそれぞれ2.26mm ($n=214$) と213.5 μm ($n=214$) であった。

スジアラ仔魚の3~4日齢における摂餌の日内変動は、1回目と2回目の試験で両試験区ともに同じような傾向を示した。すなわち、3日齢の7~9時に初回摂餌が認められ、その後仔魚1尾当たりの摂餌数は緩やかに上昇し、15~17時にピークに達した。17~21時にかけては急速に摂餌が低下し、23~7時の間では摂餌が認められなかった。翌日の7時以降からは再び摂餌を開始し、それ以降については前日とほぼ同様

な摂餌状況を示し、光に同調して朝方から摂餌を始めて夕方に1回のピークを示すような日内変動が顕著であった。すなわち、スジアラ仔魚では初回摂餌の早い段階から摂餌リズムを有することが示唆された (Fig. 4-4, 5)。このような初期の摂餌生態はクロマグロ *Thunnus thynnus* でも報告されており (Sawada *et al.*, 2000)、摂餌行動が視覚情報に大きく左右される魚種として考察されている。これに対して、Atlantic cod *Gadus morhua* 仔魚では、24時間の恒明条件を施すことによって餌料生物との遭遇回数が増すことにより、0~28日齢までは成長、生残および消化管の充満度の面から良好であったとの報告がなされており、とりわけ、初期の摂餌生態は種間によって異なると論じられている (Puvanendran and Brown, 2002)。

今回本種で初めて測定したトリブシン活性値はいずれの試験区においても3日齢の9~11時において活性のピークが認められ、ピークに達した後は漸減傾向を示した。この理由として、摂餌開始直後の仔魚では摂取した餌を完全に消化できるほどの酵素の合成・分泌が進行していなかったと推察される。しかし、4日齢の7時以降はいずれの試験区でも活性の緩やかな上昇が認められたことから摂取したワムシを消化するには充分量の酵素が分泌されているものと考えられる。一方、24時間の恒暗条件で摂餌数が少なかったネガティブコントロール区においては活性値のピークは3日齢の9時と4日齢の13時に2回認められ、しかも、4日齢のピークの活性値はタイワムシ給餌区とSワムシ給餌区の値よりも高かった。その理由は特定できていないが、ネガティブコントロール区では給餌区に比べてワムシの摂餌数が極端に少なく、消化酵素の分泌が少なかったことが1つの要因として考えられる。また、そのピークの時間帯が24時間の恒暗条件であるにも関わらずタイワムシとSワムシ給餌区と同様な傾向を示したことは注目し、今後さらに詳しい検討が必要である。

試験終了時の生残を試験区間で比較したところ、3日齢に有意に多くのワムシを摂餌していたタイワムシ給餌区の5日齢の生残がSワムシ給餌区よりも高く推移しており、開口当日の摂餌が5日齢の生残に影響を及ぼしている可能性が認められた。この傾向を再確認するために、2000年に実施した本試験以外の種苗生産の飼育事例も含めて3日齢における仔魚の最大平均摂餌数と5日齢の生残との関係を調べた。本試験以外の飼育事例では全てタイワムシを給餌していたが、水温とワムシ密度の条件は本試験と少し異なっていた。その結果を Fig. 4-7 に示したが、両者の間には高い相関が認められ ($r^2=0.71$)、開口当日 (3日齢) におけ

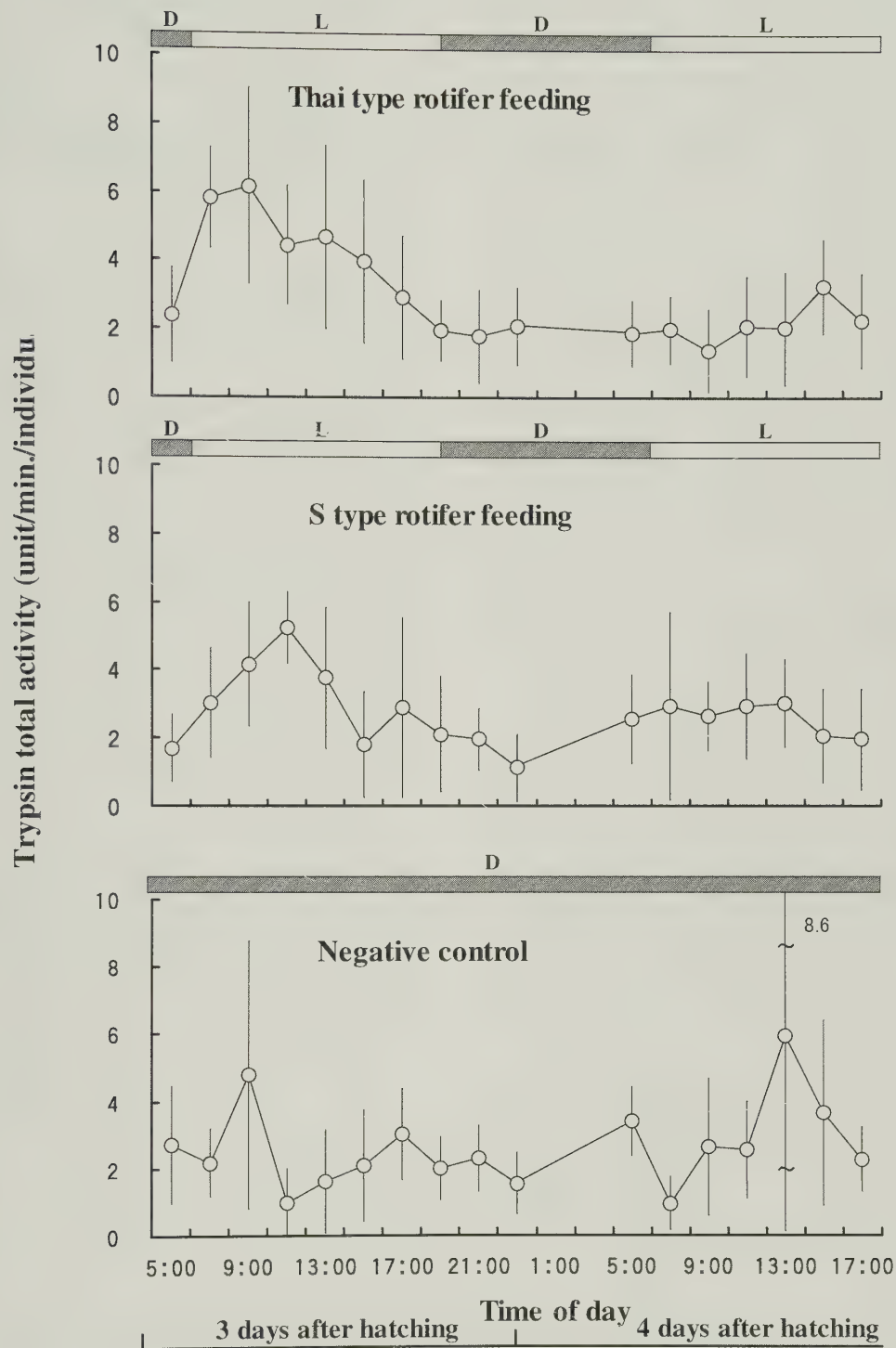


Fig. 4-6. Changes in total tryptic activities of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae fed rotifers of Thai-type, S-type, and negative control. Open circles and vertical bars represent the mean and standard deviations, respectively.

る摂餌数が5日齢の生残に大きく影響を及ぼしている可能性があり、今後本種の種苗生産技術開発を進めてゆく上での重要なポイントになる。実際、2回目の試験のネガティブコントロール区においては仔魚が50lx以下の暗条件下ではほとんど摂餌できずに5日齢で全滅していることから見ても、開口当日から翌日にかけての摂餌の有無と多寡がその後の生残に大きく影響を及ぼしていると推察できる。

ハタ類の摂餌生態については、これまでにキジハタ *E. akaara* (萱野・何, 1997), チャイロマルハタ *E. coioides* (Toledo et al., 1997), アカハタ *E. fasciatus* (川辺, 1999), スジアラ *P. leopardus* (升間・竹内, 2001), およびマハタ (田中ら, 2005) などで報告されている。これ等の研究の中で、開口時の全長が 2.39 ± 0.13 mmと小さいキジハタでは、タイワムシの給餌期間は開口後2日間で充分と報告されている (萱野・何, 1997)。一方、開口時の全長が2.77~2.92mmのアカハタでは開口時からSワムシ給餌の有効性が報告されており (川辺, 1999), また、マハタの3.0mm未満の仔魚は背甲長 $101 \sim 160 \mu\text{m}$ のワムシに正の選択性があり、特に $121 \sim 140 \mu\text{m}$ のワムシに強い正の選択性を示すとされ、開口時の全長と消化管内でのワムシ背甲長の大きさから給餌するワムシのタイプが選択されている (田中ら, 2005)。

本種は水温 28°C では3日齢に開口し、摂餌開始前に卵黄と油球を完全に吸収することが知られている (第3章)。このように内部栄養を開口当日に速やかに吸収するような魚種にとっては、上述したように開口当日の摂餌率や摂餌数などがその後の生残に大きく影響を与えていると考えられる。とりわけ、初回摂餌の

際により小型の餌料を選択的に摂餌するような仔魚では、サイズの小さいタイワムシを給餌することが仔魚の初期生残および成長に対して有効であると考えられる。

第5章 異なる日周条件がスジアラ *Plectropomus leopardus* 仔魚の初期摂餌、初期生残および消化酵素活性に及ぼす影響

第4章では、ハタ類の飼育条件の中でも重要な要因となる初期餌料のワムシを例にとり、量産規模でサイズの異なる2タイプのワムシがスジアラ仔魚の摂餌生態、初期生残、およびトリブシン活性に与える影響を調べ、初期餌料となるワムシタイプとサイズが摂餌開始時の仔魚の摂餌率に影響を与え、さらに、3日齢の摂餌数が5日齢の生残に大きく関与していることを明らかにした。

多くの海産仔稚魚は視覚による摂餌を行い、摂餌率は光の強度によって向上すると報告されている (Blaxter and Stain, 1970; Hunter, 1981; Blaxter, 1986)。また、実験室レベルでの日周条件、とりわけ、長日処理が海産仔稚魚の摂餌生態、生残および成長に及ぼす効果は魚種によって異なっている (Blaxter, 1975; MacFarland, 1986; Batty, 1987; Bolla and Holmefjord, 1988; Duray and Kohno, 1988; Downing and Litvak, 1999)。

そこで本章では、スジアラの初期生残を向上させることを目的とし、異なる日周条件が仔魚の摂餌生態、初期生残およびトリブシン活性に与える影響を量産規模で検証するとともに、本試験で適正と考えられた日

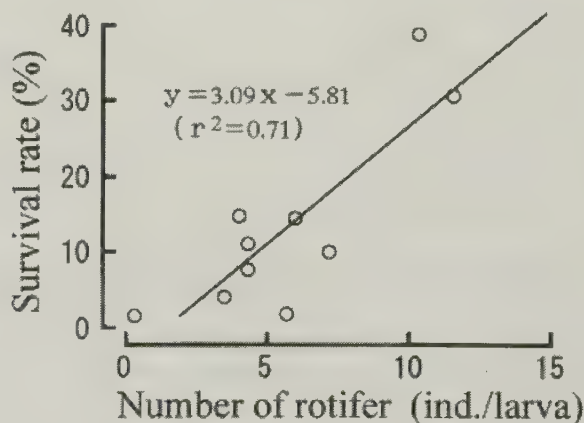


Fig. 4-7. Relationship between maximal number of rotifer eaten by a larva on three days after hatching and survival rate on five days after hatching in leopard coral grouper *P. leopardus* larvae.

周条件での実用化試験を実施した。

材料と方法

1. 日周試験

親魚と卵の回収 産卵に供した親魚と卵の回収方法については、本研究の第 4 章に準じた。自然産卵によって得られた180万粒の受精卵を紫外線処理海水で洗卵後に、陸上の60kL 八角型コンクリート水槽へ等分に分けて収容した。

試験区の設定と仔魚の飼育方法 本試験は(社)日本栽培漁業協会八重山事業場（以下、八重山事業場；現、(独)水産総合研究センター八重山栽培漁業センター）で2001年に室内の60kL 八角型コンクリート水槽 3 面を用いて実施した。対照区は水槽上面に遮光率99%の寒冷紗を設置し、照度は自然条件とする区を設けた（1 区）。この状態では天井部からの直射日光は遮断されるが、水槽側面からの日光は入射する。他の 2 試験区については、鉄パイプで水槽周りに枠を組み立て、それに 1 区と同じ材質の寒冷紗を二重に覆って光りを完全に遮断した。この中に蛍光灯 4 基 8 本（36W×8）を水槽中央部に 2 組設置し、水槽表面で約1,000lx 程度の照度が維持できるようにした。この照度条件に、2 区では24時間の恒明条件、3 区では 0～6 時と12～18 時を明条件、また、6～12時と18～24時を暗条件としてタイマーで調整した（Table 5-1）。

2 区のねらいは、開口直後から24時間の恒明条件を設けて仔魚の摂餌を早めさせることと摂餌可能な時間を増やすこと、また、3 区は明暗の日周条件を任意に 1 日 2 回繰り返す、その日周に同調させて摂餌させることをねらいとした（Table 5-1）。なお、八重山事業場における試験期間中の自然の明暗周期は 6 時から 19 時までの13時間が明期、また、19時から 6 時までの11時間が暗期となっている。

本試験では、卵収容から試験終了まで水温は自然条件、ワムシの飼育水中の密度は10個体 /mL、換水方法は終日30% / 日の流水方式とした。また、市販の

冷蔵濃縮ナンノクロロプシス *Nannochloropsis* sp.（メルシャン）の添加は飼育水中の密度50万 cells/mL を基準として行った。タイワムシの給餌は全ての飼育事例で仔魚が開口し摂餌を始める前日の日齢 2 の16時に行い、3～5 日齢は10時と15時の 1 日 2 回飼育水中のワムシ密度を計数後に基準量の不足分を追加した。また、6 日齢からは S 型ワムシをタイワムシの給餌方法と同じ基準で給餌した。タイワムシと S ワムシの栄養強化方法は第 4 章に準じた。生残尾数は、0、3、4 日齢および 6 日齢の 4 回夜間にφ40mm の塩化ビニール製パイプを用いて水槽内の 6 ポイントから約20L を採水し、容積法により算出した。

試料の採取と測定方法 ふ化仔魚の摂餌開始日となる 3 日齢の 3 時から翌日の 21 時まで、22～2 時の時間帯を除いて 3～9 時までは 3 時間間隔、9～21 時までは 6 時間間隔で飼育水中の水温、水面下10cm と 100cm における水中照度（ALM-1, Alec）を測定し、各測定時における試料の採取と測定方法については、第 4 章に準じた。

トリプシン活性の分析 3～4 日齢と 6～7 日齢における各試験区の仔魚の消化酵素活性の分析方法は第 4 章に準じた。

統計処理 各試験区間における仔魚 1 尾当たりの摂餌数と取り上げ時の全長の差は、一元配置の分散分析で有意差が認められた場合に限り、多重比較検定（Fisher's PLSD 法）で試験区間の有意差の検定を行った。有意水準は 5 % とし、有意差が認められた値についてのみは 1 % で再度検定を行った。

2. 量産規模の実用化試験

親魚と卵の回収 産卵に供した親魚と卵の回収方法については、本論文の第 3 章に準じた。自然産卵によって得られた受精卵を事例 1 では61.0万粒、事例 2 では56.4万粒および事例 3 では93.8万粒を紫外線処理海水で洗卵後、陸上の60kL 八角型コンクリート水槽へそれぞれ収容した。

飼育方法 上述した日周の試験条件を応用した実用

Table 5-1. Experimental conditions of mass rearing trials for first feeding larvae of leopard coral grouper *P. leopardus*

Expt. no.	Photoperiod	Time of light regimes	No. of Electric light (36w)	Condition of black screen
1	Ambient	6-18	None	Covered only at the upper interior surface of tank
2	L:D=24:0	0-24	Sixteen	Covered completely with black screen
3	L:D:L:D=6:6:6:6	0-6, 12-18	Sixteen	Covered completely with black screen

化試験を2002年に実施した。試験は室内の60kL八角型コンクリート水槽3面を用い、いずれの水槽でも照度、日長、および給餌条件を統一した飼育方法で行った。水槽上面には遮光率99%の寒冷紗を設置し、0～2日齢までは終日全閉、3日齢以降は終日半閉の条件とした。0～4日齢は蛍光灯4基8本(36W×8)を水槽中央部に2組設置し、24時間の恒明条件とした電照飼育を行った。5～7日齢は自然の明暗周期に合わせた電照飼育を行い、7～18時を明条件、18～7時を暗条件としてタイマーで調整した。8日齢以降は電照を中止し、照度は自然条件とした(Table 5-2)。水温は卵収容から試験終了までは温水ボイラーを用いて水槽壁面に設置したチタン配管内に温水を循環させ、28℃に調温した。飼育開始当初から水槽への注水を行い、卵収容からふ化までは1日当たり全体の100～200%を目安に換水した。1～5日齢、6～10日齢、11～20日齢および21～43日齢までは、それぞれ、1日当たり全体の30%、50%、75～100%および150～300%を目安に換水した。また、市販の冷蔵濃縮ナンノクロロプシス *Nannochloropsis* sp.(メルシャン)の添加は上記の日周試験に準じた。実用化試験の餌料にはタイワムシ、Sワムシ、アルテミア *Artemia* sp.(米国ユタ州ソルトレイク産, INVE)のノープリウス幼生(以下、

アルテミア)および市販の配合飼料(協和発酵)を用い、それぞれ、2～5日齢、6～39日齢、11～42日齢および12～43日齢の期間与えた。給餌基準はタイワムシとSワムシは20個体/mL、アルテミアは0.1～0.3個体/mLおよび配合飼料は50～500g/日/60kLとした。タイワムシとSワムシはいずれもスーパー生クロレラ(クロレラ工業、1.5L/10億個体)で6～22時間、アルテミアはドコサDHAオイル(USC、50mL/kL)で6～22時間の栄養強化後に給餌した。

結 果

1. 日周試験

本試験では3～4日齢と6～7日齢における各観察時間の飼育環境、摂餌率、摂餌数、およびトリプシン活性の比較を容易にするために同じ時系列で示すこととした。

飼育環境 各試験区の水温、ワムシ密度、ナンノクロロプシス濃度および水中照度を Table 5-3 に示した。水中照度を除いて、試験区間で大きな差異は認められなかった。試験期間中の水面下10cmの照度は1区で0～1,300lx、2区で475～648lx および3区では0～653lxの範囲で、水面下100cmの照度はそれぞ

Table 5-2. Experimental conditions for mass rearing trials of *P. leopardus* in 2002

Trial no.	Condition of photoperiods			No. of Electric light	Condition of black screen at ceiling	
	0-4 DAH*	5-7 DAH*	8 DAH*<		0-2 DAH*	3 DAH*<
1	L:D=24:0	L:D=13:11	Ambient	Sixteen	Closed	Half closed
2	L:D=24:0	L:D=13:11	Ambient	Sixteen	Closed	Half closed
3	L:D=24:0	L:D=13:11	Ambient	Sixteen	Closed	Half closed

*DAH: days after hatching.

Table 5-3. Results of experimental conditions for first feeding larvae of leopard coral grouper *P. leopardus* such as water temperature, rotifer and *Nannochloropsis* sp. densities and light intensities at the depth of 10 cm and 100 cm from the water surface during experimental periods

Expt. No.	Water temperature * ¹	Rotifer density * ¹	<i>Nannochloropsis</i> sp. * ¹	Light intensities at the depth (lx) * ²	
	(℃)	(ind./mL)	density (×10 ⁴ /mL)	10cm	100cm
1	27.4±0.4	7.6±3.8	24.4±17.6	266(0～1303)	155(0～310)
2	27.3±0.5	8.7±4.1	24.7±18.7	571(475～648)	300(231～345)
3	27.7±0.8	6.8±3.6	19.8±13.9	272(0～653)	140(0～328)

*¹: mean ± standard deviation.

*²: mean value (min.～max.).

れ、0～310lx, 231～345lx および0～325lx の範囲で推移した (Fig. 5-1)。

スジアラ仔魚の平均摂餌率の日内変動 本試験における初期摂餌は24時間恒明条件とした2区で3日齢の6時に50%の割合で、ついで、対照区となる1区は同日の9時に25%の割合で観察された。6時間間隔で明と暗条件を1日2回繰り返した3区は同日の15時に90%の割合で最も遅く観察された。50%以上の平均摂餌率は2区で9時に70%の割合で最も早く観察され、その際の仔魚の全長は $2.66 \pm 0.13\text{mm}$ ($n=20$, 平均値 $\pm$ 標準偏差)であった。次に、1区が2区よりも9時間遅れて15時に100%の割合で観察され、その際の仔魚の全長は $2.56 \pm 0.10\text{mm}$ ($n=20$)であった。また、3区では1区と同時間に90%の割合で観察され、その際

の仔魚の全長は $2.67 \pm 0.11\text{mm}$ ($n=20$)であった (Fig. 5-2-A)。

3～4日齢における各試験区間の平均摂餌率には統計的な有意差は認められなかったが、その平均値は2区が61.7%と最も高く、1区では41.7%, 3区では40.0%であった。また、50%以上の平均摂餌率を各試験区間で比較してみると、2区では3日齢の9時、15時、4日齢の4時、9時および15時の合計5回、昼夜を問わず観察されたのに対し、1区では、3日齢の15時、4日齢の9時および15時の合計3回、すべて日中に、また、3区では、3日齢の15時、21時および4日齢の15時の合計3回、明条件の時間帯に限って観察された (Fig. 5-2-A)。

6～7日齢についても同様に調べたところ、1区

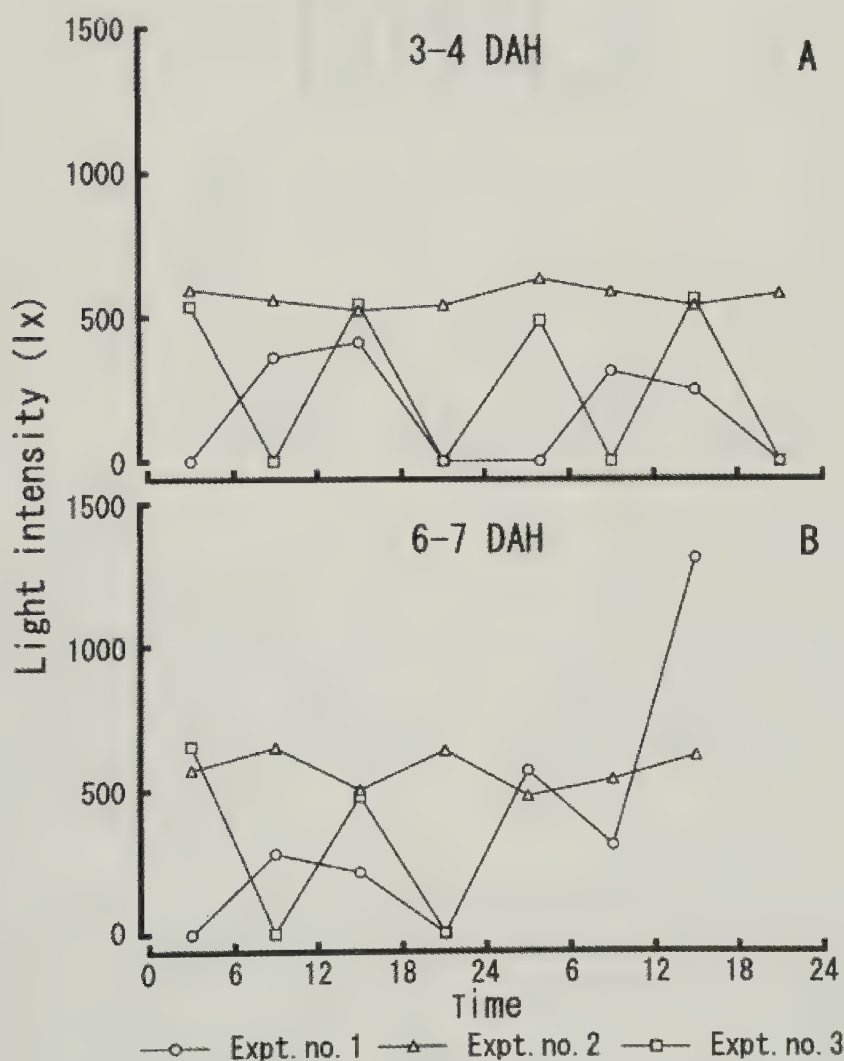


Fig. 5-1. Light intensities at the depth of 100 cm from the water surface between 3-4 (A) and 6-7 (B) days after hatching.

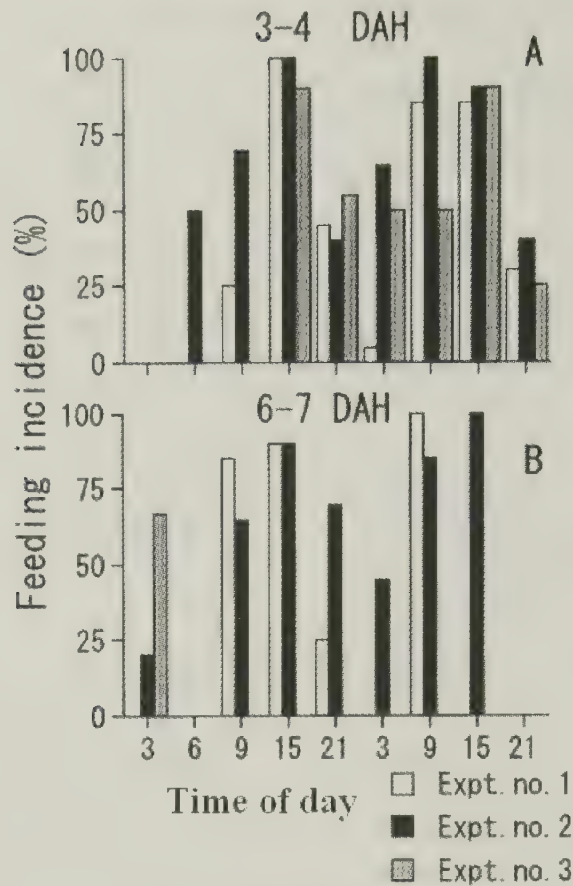


Fig. 5-2. Differences in feeding incidence of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae reared in three different photoperiods: ambient (no.1), 24 Light tank (no.2), 6 Light repeating tank (no.3) between 3-4 (A) and 6-7 (B) days after hatching.

と2区では3～4日齢と同じ回数が観察されたのに対し、3区は6日齢の明条件となる3時に1回観察され、それ以降については減耗が大きく仔魚のサンプリングが不可能となり、平均摂餌率を調べることができなかった (Fig. 5-2-B)。しかし、50%以上の平均摂餌率は試験期間中を通して、1区では日中に、2区では昼夜を問わず、3区では1区と同様に明条件の時間帯に限って観察された。

仔魚1尾当たりのワムシ平均摂餌数の比較 3～4日齢における平均摂餌数は、1区では日周条件の水中照度に同調して、平均摂餌数が増加している傾向があった (Fig. 5-1-A, Fig. 5-3-A)。このため、3～4日齢における平均摂餌数と水面下10cmの照度との関係について相関係数を求めたところ、1区のみは $r=0.66$ となって有意な相関 ($P<0.05$) が認められた。これに対して、他の2試験区では両者間で相関がなかった。

3～4日齢における1区の平均摂餌数は、15時に摂餌のピークが1回あって日中に摂餌数が高く、21～4時の夜間には1個体/尾以下と低かった。2区の3日齢における平均摂餌数は、1区と同様に15時に摂餌のピークが観察されたのに対し、夜間においても1個体/尾以上の摂餌が見られ、4日齢では摂餌のピークが前日より6時間早く進んで9時に観察された。3区では1区と同様な傾向を示し、3～4日齢は15時に摂餌のピークが観察されたが、平均摂餌数は3試験区間で最も低く推移した (Fig. 5-3-A)。

6日齢の平均摂餌数は1区と2区ではほぼ同様な傾向を示し、両区ともに摂餌のピークは15時に観察された。7日齢の2区では3時から15時にかけて平均摂餌数が1.4から12.5個体/尾と急激に上昇したが、1区では9時以降は減耗が大きすぎてサンプリングできずに平均摂餌数を調べることができなかった (Fig. 5-3-B)。3区では6日齢の3時以降は1区と同じ理由で

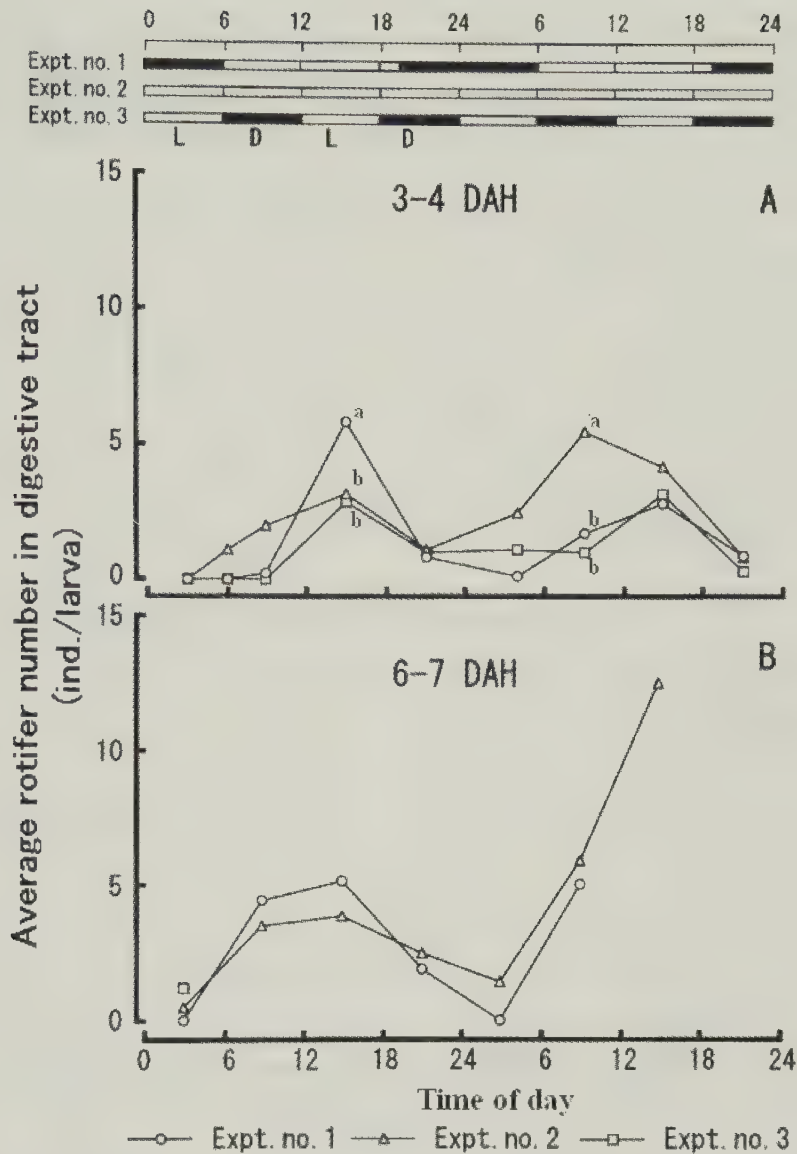


Fig. 5-3. Differences in average rotifer number in the gut of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae reared in three different photoperiods: ambient, 24 Light tank, and 6 Light repeating tank between 3-4 (A) and 6-7 (B) days after hatching. Different letters represent significant difference among Exp.no.1-3 (Fisher's PLSD test, $a>b$, $P<0.01$).

測定できなかった。

各試験区間における平均摂餌数の違いを見るために、平均摂餌率が50%を超えた3日齢の15時、4日齢の9時と15時および6日齢の9時と15時の合計5つの時間帯について有意差を調べた。その結果、3日齢の15時と4日齢の9時についてのみは、試験区間で有意差が認められ、3日齢の15時では、1区が2区と3区よりも有意に多く摂餌していたが ($P<0.01$)、4日

齢の9時では2区が1区と3区よりも有意に多く摂餌していた ($P<0.01$)。

トリプシン活性値の日内変動 3～4日齢における各試験区間のトリプシン活性値を調べたところ、3日齢のトリプシン活性は、いずれの試験区においても3時から9時にかけては緩やかに上昇した。4日齢においては1区と3区では同ような傾向、すなわち0.05から0.48unit/min./ind.の範囲で低めに推移した

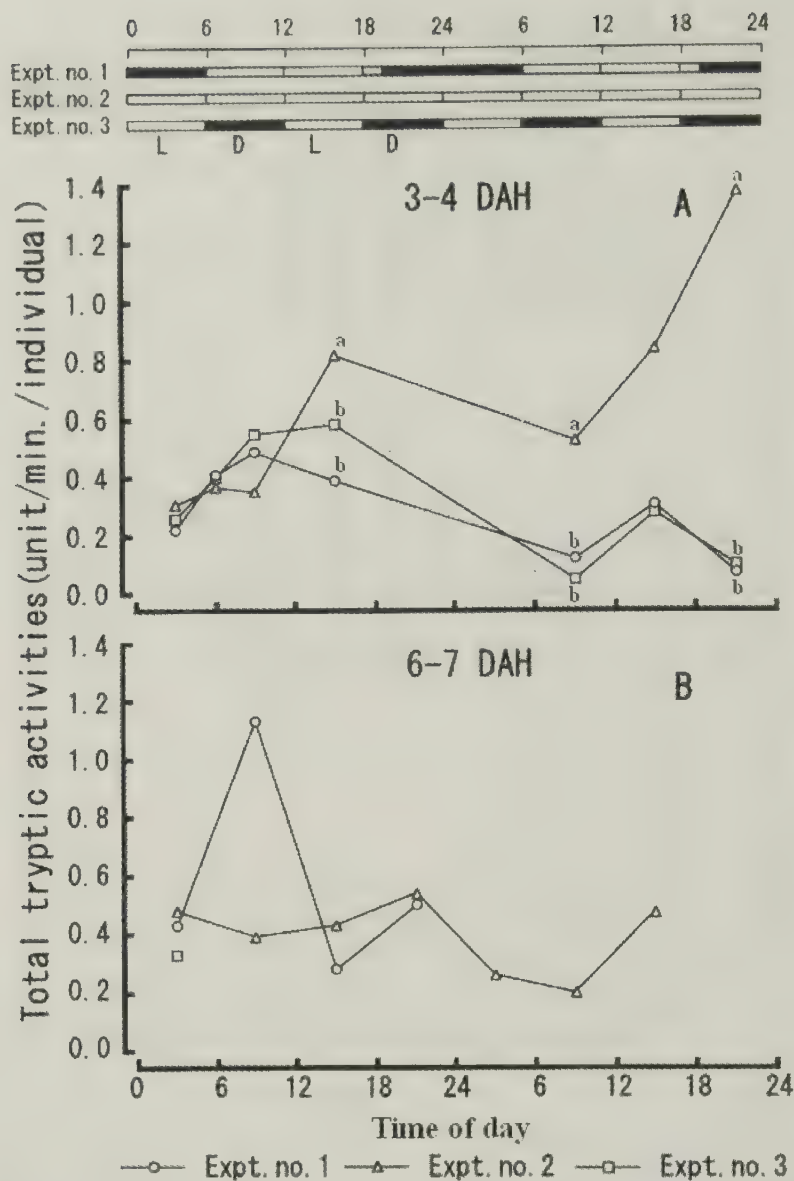


Fig. 5-4. Changes in total tryptic activities of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae reared in three different photoperiods: ambient, 24 Light tank, and 6 Light repeating tank between 3-4 (A) and 6-7 (B) days after hatching. Different letters represent significant difference among Expt.no.1-3 (Fisher's PLSD test, $a > b$, $P < 0.01$).

が、2区では4日齢の9時から21時にかけてその値が0.53から1.37unit/min./ind.まで急激に上昇した (Fig. 5-4-A)。

6日齢の3時におけるトリプシン活性値は、3試験区間で大差なかった。しかし、1区ではその値が3時から9時にかけて0.48から0.89unit/min./ind.へと急激に上昇したのに対し、2区では6日齢の21時と7日齢の15時に緩やかに活性値が0.17から0.47unit/min./ind.

へ上昇した (Fig. 5-4-B)。一方、3区では6日齢の3時以降は減耗が大きくてサンプリングできずに分析できなかった。

3～4日齢における各試験区間のトリプシン活性値を比較したところ、3日齢の15時、4日齢の9時および15時については有意差があり、2区が1区と3区よりも有意に高く ($P < 0.05$)、1区と3区では有意差がなかった。6～7日齢にかけては3区のサンプリン

グができなかったために、トリプシン活性の有差の検定は行わなかった。

3 試験区における平均のトリプシン活性値と仔魚 1 尾当たりの平均摂餌数との関係を調べたところ、いずれの試験区でも両者の間で有意な相関は認められなかった。

成長と生残 試験終了時（6 日齢の15時）の成長と生残の結果を Table 5-4 に示した。試験終了時の平均全長は 1 区で2.80mm、2 区で3.32mm となり、2 区が 1 区よりも有意に大きかった ($P<0.01$)。これに対して、3 区は減耗が大きく測定用のサンプルが得られなかった。一方、6 日齢までの生残を比較したところ、1 区と 3 区は 3 日齢から 6 日齢にかけて急激な減耗があり、6 日齢の生残率はそれぞれ8.7%と1.5%であった。これに対して、2 区では 3 日齢から 6 日齢にかけては大きな減耗が見られず、6 日齢の生残は 69.4%と高く、平均全長と同様に生残でも 3 試験区の中では 2 区が最も優れていた (Fig. 5-5)。

2. 実用化試験

飼育結果 3 事例における 3 日齢から 5 日齢までの摂餌状況を Fig. 5-6 に示した。いずれの事例においても平均摂餌数の日内変動は同様な傾向を示し、6 時

前後から摂餌を始めて、夕方の18時前後に摂餌のピークが認められた。また、ふ化から取り上げまでの成長は 3 事例で多少異なり、取り上げ前後の40日齢の平均全長は事例 1 ($23.3\pm2.13\text{mm}$) と 2 ($24.3\pm2.32\text{mm}$) が事例 3 ($20.1\pm0.22\text{mm}$) よりも有意に大きかったがその原因は特定できなかった ($P<0.01$, Fig. 5-7)。一方、10日齢までの初期生残は事例 3 では今回行った日周試験の 2 区と同様な傾向を示したが、その他の事例 1 と 2 では開口までの減耗が大きく、事例 3 とは異なっており、その原因を特定できなかった (Fig. 5-8)。しかし、開口までの初期減耗が観察されても事例 1 と 2 では取り上げまで飼育を継続することができ、これら 3 回の実用化試験で、平均全長22.6mm の種苗を合計33,477尾取り上げ、生残率は2.7~2.9%と安定していた (Table 5-5)。

考 察

スジアラ仔魚の初回摂餌は24時間恒明条件を施した 2 区で、対照区の 1 区よりも 3 時間、明暗条件を 6 時間間隔で 1 日 2 回繰り返した 3 区よりも 9 時間早く生じた。また、3~4 日齢における50%以上の平均摂餌率は、1 区と 3 区では前者が日中にのみ 3 回、後者が

Table 5-4. Results of mass rearing trials for first feeding larvae of leopard coral grouper *P. leopardus*

Expt. no.	Photoperiod	No.of larvae ($\times 10^4$)		Survival rate (%)	Total length (mm)*	
		Initial	Final		Initial	Final
1	Ambient	54.9	4.8	8.7	2.30 $\pm$ 0.11	2.80 $\pm$ 0.14
2	L:D=24:0	66.3	46.0	69.4	2.30 $\pm$ 0.11	3.03 $\pm$ 0.17
3	L:D:L:D=6:6:6:6	65.4	1.0	1.5	2.30 $\pm$ 0.11	—

*Total length: mean $\pm$ standard deviation.

Table 5-5. Results of mass rearing trials of *P. leopardus* in 2002

Trial no.	Condition of photoperiods		No.of larvae		Survival rate (%)	Total length (mm)*		Experimental periods (days)
	0-4 DAH	5-7 DAH	Initial	Final		Initial	Final	
1	L:D=24:0	L:D=13:11	356,000	10,456	2.9	2.29 $\pm$ 0.10	23.3 $\pm$ 2.13 ^a	4.19-5.31 (42)
2	L:D=24:0	L:D=13:11	287,000	7,677	2.7	2.33 $\pm$ 0.14	24.3 $\pm$ 2.32 ^a	4.24-6.06 (43)
3	L:D=24:0	L:D=13:11	557,000	15,344	2.8	2.23 $\pm$ 0.11	20.1 $\pm$ 0.22 ^b	5.24-7.05 (42)
Total			1,200,000	33,477	2.8			

*Total length: mean $\pm$ standard deviation.

同じく3回明条件の時間帯に限定されて観察された。これに対して、2区の50%以上の平均摂餌率は昼夜を問わずに5回観察された (Fig. 5-2)。一方、平均摂餌数は3日齢の15時では対照区となる1区が2区と3区よりも有意に高かったが ($P < 0.01$), 4日齢の9時では2区が1区と3区よりも有意に高くなっていた ($P < 0.01$)。試験終了時の生残では、2区が69.4%と3試験区間では最も高く、また、平均全長でも、2区が3試験区間では最も良好な成長を示した (Table 5-4)。これらの試験結果を総合的に見ると恒明条件とした2区が3試験区間では最も優れており、24時間の電照飼育が本種の生残と成長に対して効果があったと推察される。これは、本試験のねらい通りに仔魚の初回摂餌を早めさせ、かつ、摂餌の機会を対照区よりも増やすことに成功したと判断できる。これに対して、明暗条件を6時間間隔で1日2回繰り返し、日周リズムに併せて摂餌の機会を増加させることをねらいとした3区は、初回摂餌の時間が最も遅く、また、明暗の刺激による仔魚の浮上死亡も観察されたことから、この日周リズムは本種仔魚の成長と生残に対して悪影響を及ぼすことが明らかになった。この日周リズムでは初回摂餌の時間が15時と3試験区間で最も遅く観察されており、すなわち、本種では開口後速やかに摂餌できないと5日齢には全滅する結果と良く一致した (第3章、第4章)。

24時間の恒明条件が仔魚の生残と成長に効果を及ぼ

した魚種として、アイゴ *Siganus guttatus* (Duray and Kohno, 1988), ヘダイの仲間 *Sparus aurata* (Tandler and Helps, 1985), および大西洋マダラ *Gadus morhua* (Puvanendran and Brown, 2002) が報告されている。これに対して24時間の恒明条件が仔魚の生残と成長に悪影響を及ぼした魚種では、ヨーロッパスズキ *Dicentrarchus labrax* (Barahona - Femades, 1979) が報告されている。

大西洋マダラ *G. morhua* (Puvanendran and Brown, 2002) では24時間、18時間、および12時間明条件とした3種類の日周条件と300~2,400lxの異なった4種類の照度条件を用い、仔魚の摂餌生態、成長および生残状況が調べられている。それによると、2,400lxの照度条件と24時間の恒明条件で最も減耗率が低いと報告しているが、24時間の恒明条件は28日齢以内に止めるべきであるとしており、電照による効果には限界があることを言及している。実際、本試験でも2区で4日齢の摂餌のピークが前日の15時から9時にシフトしているのが観察されており、24時間の電照飼育によって、本種では朝方から摂餌を始めて夕方に1回の摂餌のピークを迎え、夜間には摂餌しないといった仔魚本来の摂餌リズムが狂わされている可能性もある。しかし、本種仔魚は摂餌開始前に内部栄養を完全に吸収することから (第3章)、開口後速やかに摂餌できるかどうか5日齢の生残に大きく関与している。従って、本試験の2区の結果が示すように初回摂

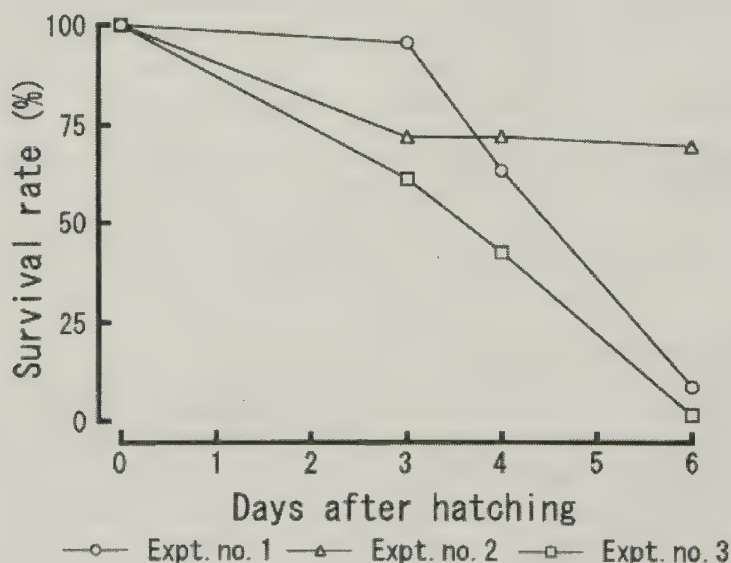


Fig. 5-5. Changes in survival rate of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae reared in three different photoperiods: ambient (no. 1), 24 Light tank (no. 2), and 6 Light repeating tank (no. 3) during experimental periods.

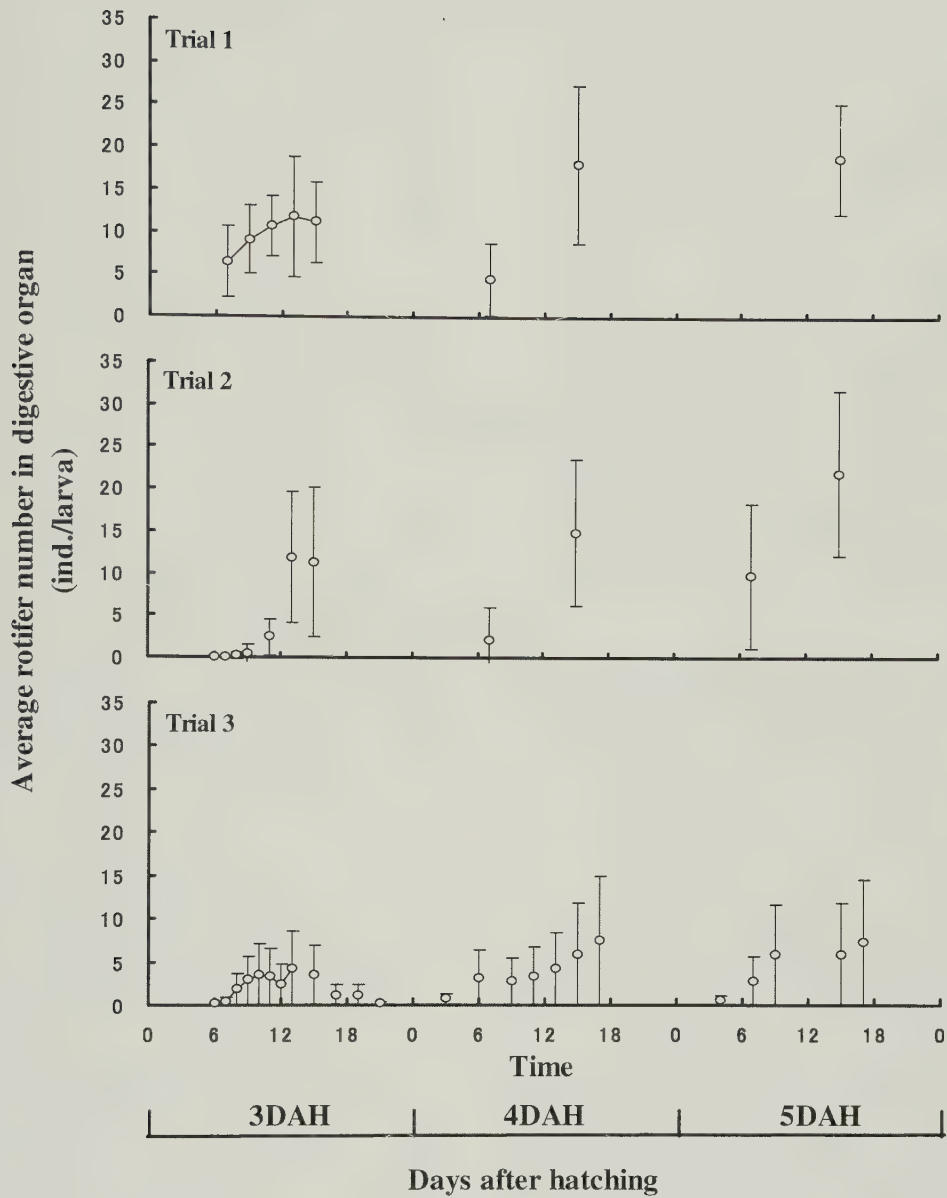


Fig. 5-6. Differences in average rotifer number in the gut of leopard coral grouper *P. leopardus* larvae reared in three experimental trial tanks on 3-5 days after hatching. Open circles and vertical lines indicate mean and standard deviation, respectively.

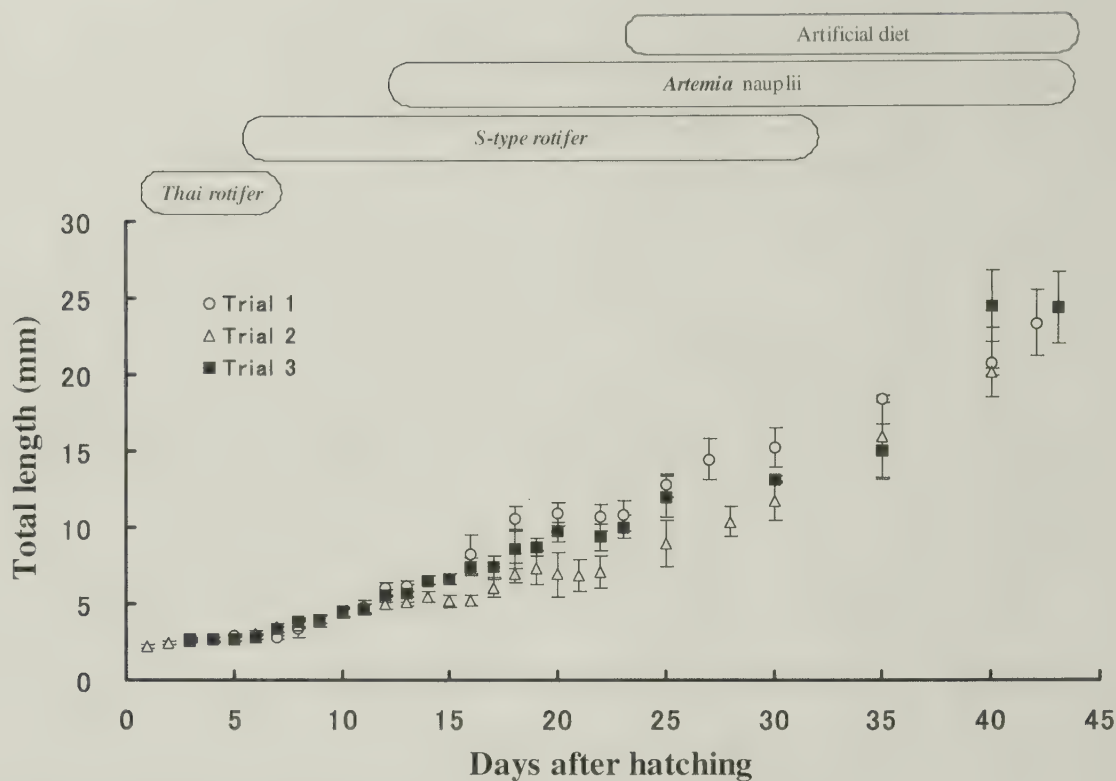


Fig. 5-7. Growth of larvae and early juveniles in leopard coral grouper *P. leopardus* in three experimental trial tanks. The three different symbols and vertical lines indicate mean total length and standard deviation, respectively. Feeding schedule is illustrated at the top of the figure.

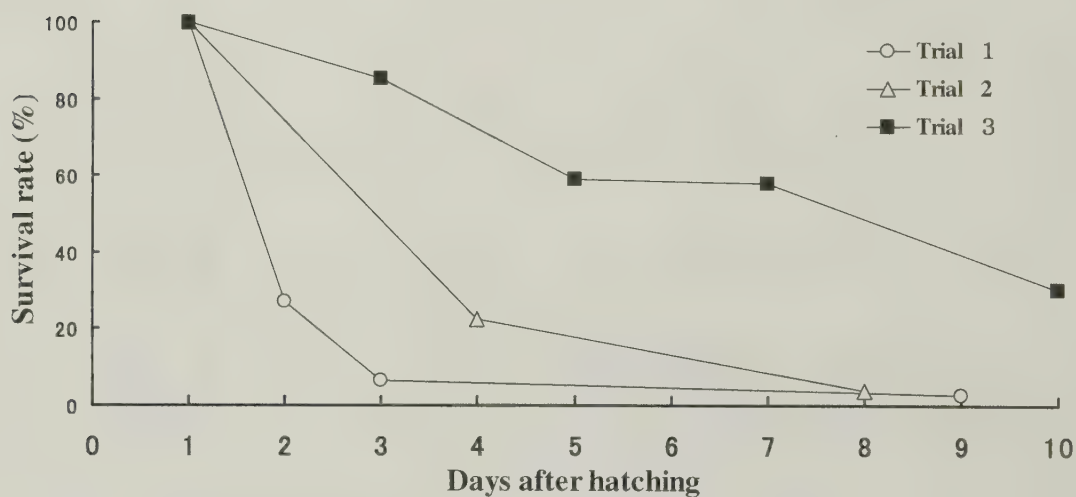


Fig. 5-8. Changes in survival rate of leopard coral grouper *P. leopardus* in three experimental trial tanks between 0 and 10 days after hatching.

餌の時間を早めさせ、かつ、昼夜にわたって摂餌の機会を増やすことは初期生残を向上させる上では重要な飼育条件として捉えることができる。このため、日周条件は仔魚のリズムを考慮し、初期減耗が安定する 5 日齢前後には終息すべきであろう。

2002年には上述したことを踏まえて、量産規模での実用化試験を60kL 八角型コンクリート水槽で実施した。日周条件は、Table 5-2 に示したように、上述した日周試験の結果を応用し、0～4 日齢までは24時間の恒明条件、5 日齢から7 日齢までは自然の明暗リズムに調整し、8 日齢以降からは電照飼育を中止した飼育を行った。その結果、43日齢までの3事例の飼育で全長約20mm の種苗を合計33,477尾取り上げることができ、取り上げ時の平均生残率は2.8%であった。この生残率と1999年の平均生残率とを比較すると、後者は0.2%となっており、また、取り上げまでに成功した飼育事例は27事例中僅か5事例と極めて不安定であった(塩澤, 1999)。これに比較すると2002年は3事例すべてにおいて、安定した生残率を得ることに成功している。これは、第3章で述べたように、3日齢の摂餌数が5日齢の生残に大きく関与しており、初回摂餌の重要性に負うところが大きい。それを踏まえて、如何に効率良く摂餌させるかという観点から、今回の日周試験を行った。これらの試験結果を量産規模で応用して、着底まで3事例の実証試験を行ったところ、開口までにある程度の初期減耗があったとしても確実に、しかも従来よりも高い生残率で種苗生産が可能となった。このため、本種では初回摂餌の時間帯を早め、摂餌の機会と摂餌数を高めてスムーズに外部栄養へと切り替えることが安定生産に結びつき、種苗生産での重要なポイントであると考えられた。

今回行った24時間の電照飼育がスジアラ仔魚の初期生残と成長に対して効果があり、種苗生産現場で実用的に使用可能であることは判明したものの、最適な照度は解明されておらず、今後の課題としたい。

また、3～4 日齢におけるトリプシン活性は、生残と成長が最も良好であった2区で他の2試験区よりも有意に高くなっており ($P < 0.05$)、マダラ(川合, 2001)のように健全魚と異常魚ではトリプシンの活性値が明らかに異なり、仔魚の活力を示す指標と成り得る可能性が示唆され、今後も消化酵素活性、仔魚の摂餌状況および生残との関係は調査を継続する必要がある。

第6章 総合考察；ハタ類の初期減耗の機序

本研究の第1～第3章ではヤイトハタ、キジハタ、

およびスジアラのハタ類3種の内部栄養を完全に吸収する時間と回復可能な飢餓耐性時間を調べ、両者の時間がほぼ一致すること、これら3種では飢餓に対する耐性が極めて弱いこと、さらに、外部栄養に切り替わる際の初回摂餌のタイミングがその後の仔魚の成長と生残を左右していることを明らかにした。従って、ハタ類の種苗生産工程下に生じる大量減耗を回避し、初期生残を向上させるためには最適な飼育条件を構築することが重要なポイントであることを指摘した。

第4～第5章ではスジアラを例にとり、初期生残を向上させるための初回摂餌に関わる最適な飼育条件を解明するため、異なるワムシサイズと日周条件が仔魚の摂餌生態、初期生残およびトリプシン活性に与える影響を量産規模で検討した。最後に、これらの試験で適正と考えられた飼育条件を用いた実証試験を実施し、従来よりも安定的にスジアラ種苗を生産する飼育手法を明らかにした。ここでは、これまでの結果を総合的に取り纏め、ハタ類の初期減耗要因の機序について考察する。

1. ハタ類 3 種の内部栄養吸収と発育過程の比較

ハタ類の種苗生産工程下では、開口時から10日齢後に生じる大きな初期減耗が量産化を阻む大きな問題とされてきた(Hussain and Higuchi, 1980; Fukuhara, 1989; Duray *et al.*, 1996, 1997; 萱野・何, 1997; Toledo *et al.*, 1997; Yamaoka *et al.*, 2000; 土橋ら, 2003; 照屋, 2003; 照屋・與世田, 2006)。この初期減耗を解明するため、これまでに内部栄養と骨格系の発達(Kohno *et al.*, 1994; Kohno *et al.*, 1997; Kohno, 1998)、餌サイズ・密度、水温、照度条件(Toledo *et al.*, 1997, 2002, 2004; 萱野 泰久・何, 1997; Yamaoka *et al.*, 2000; 田中ら, 2005; 照屋・與世田, 2006)などが調べられてきた。これらの研究は、ハタ類では内部栄養から外部栄養に切り替わる所謂“critical point”の摂餌状態が生残に大きな影響を及ぼす可能性を示唆している。そこで、第1～第3章ではヤイトハタ、キジハタ、およびスジアラ3種のハタ類を例にとり、内部栄養の吸収過程と初期発育を調べた。その結果と東南アジアおよび日本で養殖が行われている海産魚類との栄養転換期を比較した結果をTable 6-1に示した。比較対象とした魚類はマハタ属のチャイロマルハタ *E. coioides* とアカマダラハタ *E. fuscoguttatus*、アカメの仲間 *Lates calcarifer*、サバヒー *Chanos chanus*、ゴマアイゴ *Siganus guttatus*、ゴマフエダイ *Lutjanus argentimaculatus* (Kohno, 1998)、およびマダイ *Pagrus major* (茂木ら, 2001) の7種である。初めに、ハタ類5種間で比較してみると、ふ化仔魚のサイズは

Table 6-1. Comparison of some selected aspects between five hatchery reared grouper species and another six hatchery reared species

Species	WT (°C)	Total length (mm)			Volume of yolk sac ($\times 10^{-4}$ mm ³)			Volume of oil globule ($\times 10^{-4}$ mm ³)			Time (h) from	
		Hatching	Mouth opening	Onset of feeding	Hatching	Mouth opening	Onset of feeding	Hatching	Mouth opening	Onset of feeding	hatching to onset of feeding	onset of exhaustion of endogenous nutrition
<i>E. malabaricus</i> ^{*1}	25	1.84 ± 0.10	2.83 ± 0.10	2.77 ± 0.14	1,910 ± 742	31 ± 9	26 ± 17	45 ± 8	6 ± 2	2 ± 2	68	86
	28	1.79 ± 0.22	2.66 ± 0.05	2.81 ± 0.06	1,347 ± 377	23 ± 12	5 ± 10	48 ± 7	5 ± 2	1 ± 2	65	74
	31	1.71 ± 0.16	2.67 ± 0.14	2.72 ± 0.05	1,336 ± 865	16 ± 10	3 ± 4	46 ± 11	5 ± 3	2 ± 1	46	52
<i>E. akaara</i> ^{*2}	26	1.58 ± 0.03	2.27 ± 0.05	2.30 ± 0.04	1,145 ± 168	21 ± 4	15 ± 4	26 ± 4	2 ± 0.3	1 ± 0.5	71	92
<i>P. leopardus</i> ^{*3}	26	1.64 ± 0.10	2.65 ± 0.12	2.59 ± 0.13	2,078 ± 256	9 ± 3	0	40 ± 4	1 ± 1	0	56	64
	28	1.69 ± 0.10	2.53 ± 0.09	2.47 ± 0.12	1,572 ± 485	12 ± 8	0	31 ± 1	1 ± 1	0	52	60
	30	1.75 ± 0.06	2.45 ± 0.16	2.34 ± 0.17	1,838 ± 53	13 ± 6	0	33 ± 3	2 ± 1	0	52	60
<i>E. coioides</i> ^{*4}	26.5-28.8	1.69	—	—	1,354	13	5	34	5	2	—	98
<i>E. fuscoguttatus</i> ^{*4}	26.0-29.5	1.34	—	—	1,687	7	3	36	1	0.4	—	69
<i>Lates calcarifer</i> ^{*4}	26.2-28.4	1.40	—	—	1,396	89	74	45	41	40	54.5	145
<i>Chanos chanos</i> ^{*4}	26-28	3.72	—	—	3,630	74	15	—	—	—	77	125
<i>Siganus guttatus</i> ^{*4}	22.0-26.5	1.90	—	—	239	10	7	34	8	5	55.5	127
<i>Lutjanus argentimaculatus</i> ^{*4}	26.0-29.0	1.72	—	—	1,803	16	0.4	25	7	0.3	70.5	114
<i>Pagrus major</i> ^{*5}	20.3	2.06	—	—	2,062 ± 258	—	—	—	—	—	64	88

^{*1}: The present study, Chapter I ; ^{*2}: The present study, Chapter II ; ^{*3}: The present study, Chapter III ; ^{*4} : Kohno, 1998; ^{*5} : Moteki *et al.*, 2001

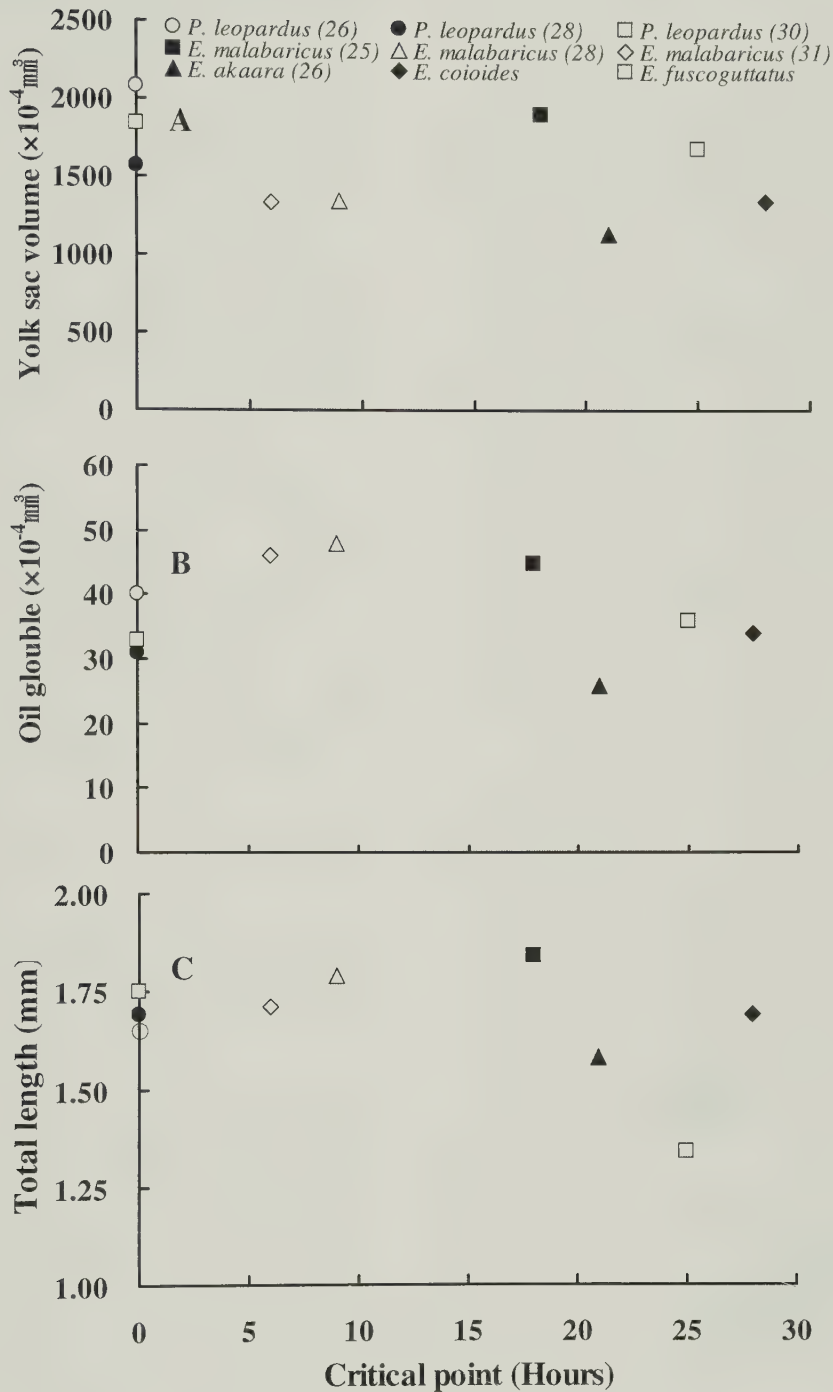


Fig. 6-1. Relationships between yolk sac (A), oil globule (B), and total length of hatched larvae (C) and critical point in hatchery-reared five grouper species, *P. leopardus*, *E. malabaricus*, *E. akaara*, *E. coioides* (Kohno, 1998), and *E. fuscoguttatus* (Kohno, 1998). Numbers shown in parentheses represent the rearing water temperature.

アカマダラハタが全長1.34mmと最も小さく、ヤイトハタが1.84mmと最も大きく、その他の3種では1.58~1.75mmと大差ない。ふ化時の卵黄体積はキジハタが $1.145 \times 10^{-4} \text{mm}^3$ と最も小さく、スジアラの水温26℃条件下での体積が $2.078 \times 10^{-4} \text{mm}^3$ と最も大きかった。ふ化時の油球体積は卵黄体積と同様な傾向を示し、 $26 \sim 48 \times 10^{-4} \text{mm}^3$ の値を示した。初回摂餌から内部栄養（油球）を完全に吸収する時間（以下、“critical point”）を比較したところ、最も卵黄体積が大きかったスジアラが0時間と最も短く、ヤイトハタが6~18時間、キジハタが21時間、アカマダラハタが25時間、およびチャイロマルハタが28時間と最も長かった。同じ種類でも水温条件によって卵黄と油球体積の吸収過程は異なっており、高水温ほど早く内部栄養が吸収されるのが顕著であった。ここで上述したハタ類5種のふ化時の卵黄と“critical point” (Fig. 6-1-A), ふ化時の油球と“critical point” (Fig. 6-1-B), およびふ化仔魚のサイズと“critical point” (Fig. 6-1-C)との相関を調べたところ、両者はそれぞれ $r = -0.39$ ($P=0.37$)と $r = -0.17$ ($P=0.67$), および $r=0.15$ ($P=0.61$)となり、有意差は認められなかった。このことは、内部栄養の体積や仔魚のサイズが“critical point”の長さを限定しているものではないことを示唆している。実際、キジハタのように卵黄と油球体積がこれら5種の中では最も小さいにも関わらず、内部栄養吸収過程は逆に3番目に長くなっており、一方、最も大きな卵黄体積を有すスジアラが最も早く内部栄養を吸収しており、仔魚の初期生残の観点からは、卵黄と油球の体積よりもむしろ“critical point”の長さが特に重要な指標と言える。卵黄吸収が水温の影響を受けることは上述したが、水温のみならず（第1, 3章）、塩分や通気量によっても影響を受けるとされ（Toledo *et al.*, 2002）、正常な発育を促進させるためには適切な環境要因の把握が重要である。

次に、ハタ類以外の魚種を含む10種類間で“critical point”の長さを比較すると、ハタ類5種が0~28時間であるのに対し、ハタ類以外の5種では43.5~90.5時間と長いのが特徴的であった。このことは、ハタ類の“critical point”が他の海産魚類よりも時間的に厳しいことを示唆している。特に、アカメの仲間の *L. calcarifer* はふ化仔魚のサイズが1.40mmと小さいにも関わらず、“critical point”の長さが90.5時間となっており、“critical point”は上述したようにふ化仔魚のサイズや内部栄養の体積に左右されず、それら以外の何らかの種の特異性に起因し、とりわけハタ類でその時間が短いのが特徴的であった。また、日本では安定して種苗生産が行われてきたマダイはハタ類とは異

なり、その長さが48.5時間もあり、内部栄養吸収時点での摂餌量が多く、かつ、100%摂餌に達する時間が短く、初期摂餌の段階から高い摂餌機能を持っていることが報告されている（茂木ら, 2001）。この結果は、“critical point”の長さが初期飼育の難易度を示す好事例であろう。Kohno *et al.* (1997) はハタ類と他の海産魚類とを比較し、主に口器などの内部骨格の発達と内部栄養吸収の観点からハタ類は他の海産魚類に比べて、種苗生産が困難であると言及している。しかし、この現象だけではハタ類の初期減耗要因を特定できていない。それに加えて、ハタ類の初期飼育が難しいのは、後述するハタ類仔魚の餌料欠乏に由来する回復可能な飢餓耐性時間が極めて短いことに起因することをここで新たに提唱したい。

2. 初回摂餌試験

本研究では上述した知見に基づいて、ハタ類の“critical point”が実際の種苗生産工程下で初期の生残と成長に如何に関わっているかということを明らかにするため、初回摂餌の遅れがハタ類3種仔魚の摂餌、成長、および生残に及ぼす影響を調べた。その結果、本研究で調べたハタ類3種では内部栄養を完全に吸収する時間と回復可能な飢餓耐性の時間とがほぼ一致すること（Fig. 6-2）、また、ハタ類3種の回復可能な絶食耐性時間は、摂餌開始を基準とすれば、ヤイトハタ（第1章）、キジハタ（第2章）、およびスジアラではいずれも6時間（第3章）となり、これら3種では餌料欠乏に由来する飢餓耐性が極めて弱いこと、さらに、外部栄養に切り替わる際の初回摂餌のタイミングがその後の仔魚の成長と生残を左右していることを明らかにした。この結果と上述した内部栄養吸収過程および仔魚の発育を含めて考察すると、ハタ類の初期減耗は“critical point”の発現が他の海産魚類に比べて短いことに加え、回復可能な絶食耐性時間も摂餌開始の僅か6時間と極めて短いことに起因するものと推察された。すなわち、種苗生産工程下の不適切な飼育条件によってハタ類仔魚が初回摂餌に失敗すると、その影響が成長と生残に大きく反映され、その結果として初期減耗が生じるものと推察される。

ここで、浮性卵で比較的暖水域に生息する魚種と上述したハタ類3種の回復可能な時間を比較すると、サワラ *Scomberomorus niphonius* 仔魚は摂餌開始0~1日後（Shoji *et al.* 2002）とされている。また、Houde (1974) は lined sole *Achirus lineatus*, bay anchovy *Anchoa mitchilli*, および sea bream *Archosargus rhomboidalis* の3魚種を試験に供し、これらの“critical point”はふ化2.5~3.5日後にあると

推察している。このように、上述した魚類とは異なり、ハタ類 3 種では摂餌開始の僅か 6～12 時間の間に初回摂餌に失敗するとその後の仔魚の生残と成長に悪影響が生じることになり、如何に初回摂餌が重要であるかを示している。また、本研究で対象としたハタ類 3 種では、いずれも給餌区のネガティブコントロールとして飢餓区を設けているが、飢餓区での負の成長を示すポイントが内部栄養を完全に吸収する時間とほぼ一致し、しかも、この時期に給餌しても成長は対照区に比べて有意に劣り、かつ生残も劣ることが示されている(第 1～3 章)。この結果は、種苗生産工程下で回復可能な絶食耐性時間を調べる際には、無給餌区のみを設けてふ化から 3～6 時間間隔で体長を測定し、負の成長を示すポイントを明らかにするだけでも十分に把握可能であることを示唆しており、他の海産魚類にも容易に応用可能な研究手法である。

ハタ類 3 種の初回摂餌の重要性については上述したが、実際、スジアラで初回摂餌に関わる重要な飼育条件と考えられる最適な餌料サイズ(第 4 章)や日周条件(第 5 章)を明らかにすることにより、初期生残が向上し、安定生産に結びついている。また、クエ *E. bruneus* 仔魚では比重増によって生ずる沈降

を通気によって防ぎ、さらに、最適な照度や水温を明らかにすることによって、飛躍的に種苗生産成績が向上している(照屋・與世田, 2006)。また、キジハタでも摂餌開始(3 日齢)～5 日齢までの摂餌に関わる水中照度、通気方法、およびワムシの餌料密度などを改善することによって、開口後の摂餌量が増加し、最終的に取り揚げ時の生産量と生残率が向上している(津村, 2003; 津村ら, 2004)。さらに、マハタ *E. septemfasciatus* では、飼育水槽内の流れに着目し、流場制御によって初期生残を向上させる新たな飼育手法を開発している(阪倉ら, 2006; Sakakura *et al.*, 2006a,b)。これらの研究は、本研究で指摘した初回摂餌の重要性を裏付けている(第 1～5 章)。したがって、ハタ類の初期生残を向上させるためには、初回摂餌に関わる最適な環境要因を明らかにすることが最も重要である。

今後は冷水性魚類、暖水性魚類、熱帯・亜熱帯性魚類、あるいは異体類などに区分し、内部栄養から外部栄養への転換期と回復可能な絶食耐性時間を調べ、各魚種の“critical point”と初期減耗との関連を明らかにすることは栽培漁業における種苗生産工程下の飼育技術のみならず、天然仔魚の減耗の機構を推定する上

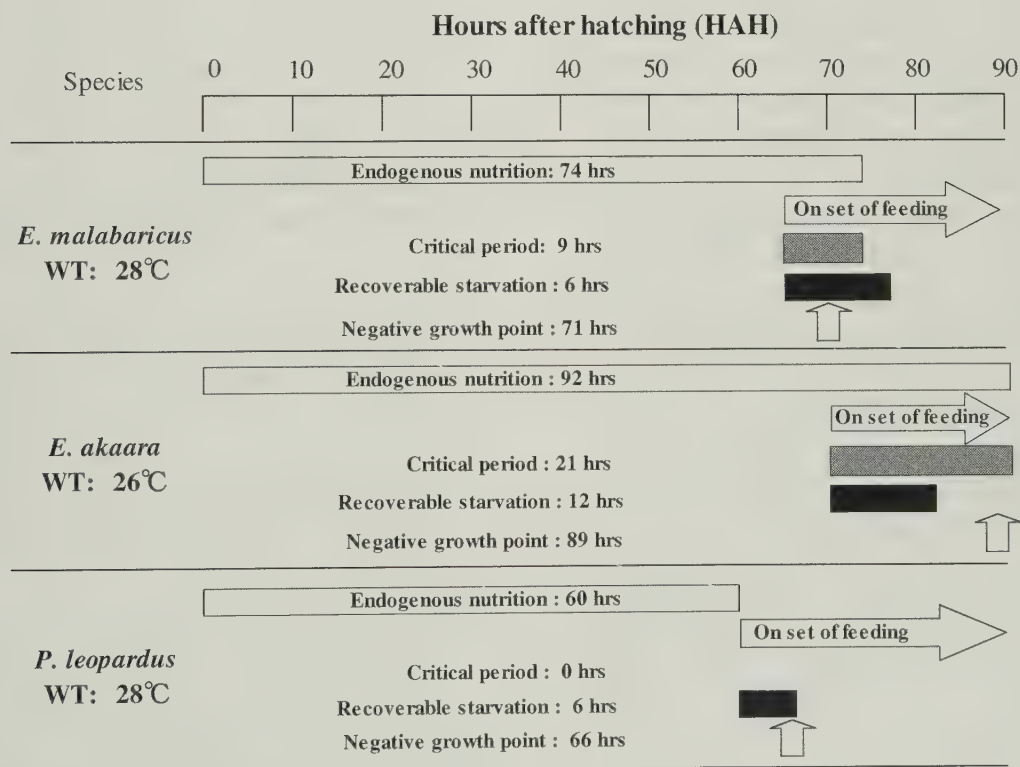


Fig. 6-2. Diagrammatic outline of developmental events related with early mortality in hatchery-reared larvae of three grouper species, *E. malabaricus*, *E. akaara*, and *P. leopardus*.

でも大きく貢献するものと考えられる

文 献

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、終始懇切なるご指導とご校閲を賜った京都大学フィールド科学教育研究センター教授田中 克博士に深甚なる感謝の意を表します。また、本論文のご校閲を頂き、貴重なご意見を賜った同大学フィールド科学教育研究センター教授山下洋、同助教授田川正朋両博士に厚くお礼申し上げます。

独立行政法人水産総合研究センター栽培漁業部の古澤 徹 元理事、今村茂生 元理事、西海区水産研究所井上 潔所長および馬場徳寿業務推進部長には終始示唆に富んだご指導、ご助言を賜った。ここに記して謝意を表したい。ヤイトハタの飼育試験では、京都大学農学研究科の横木 研氏と小林あやさんの両氏にご協力を賜り、お礼申し上げます。

研究の端緒から暖かい激励と有益なご意見を頂いた神戸女学院大学長 川合真一郎教授、東京海洋大学助教授浜崎活幸博士に衷心よりお礼申し上げます。

独立行政法人水産総合研究センター業務企画部の有元 操博士、同企画部の高橋庸一研究開発コーディネーター（現、小浜栽培漁業センター）、上浦栽培漁業センターの岡 雅一場長（現、水産総合研究センター栽培管理課長）、同玉野栽培漁業センターの関谷幸生場長（現、北海道区水産研究所厚岸栽培技術開発センター）、同宮古栽培漁業センター場長 有瀧真人博士には、当初より暖かい激励と有益なご意見を頂いた。謹んで感謝の意を表する。

本研究の一部は、独立行政法人水産総合研究センター栽培漁業部内のハタ類種苗生産技術開発チームの一貫として実施したものであり、同チームリーダーの片腕として上浦栽培漁業センター（現、養殖研究所上浦栽培技術開発センター）の照屋和久主任技術開発員をはじめとするチームメンバーの橋本 博技術開発員、および菅谷琢磨博士には絶大なる協力をいただき、心よりお礼申し上げます。また、同上浦栽培漁業センター（現、養殖研究所上浦栽培技術開発センター）と玉野栽培漁業センターの場長をはじめとする職員諸氏、および元八重山栽培漁業センターの廣川 潤場長（現、養殖研究所上浦栽培技術開発センター古満目分場栽培技術研究グループチーム長）をはじめとする職員各位には絶大なる協力を頂き、この場を借りてお礼申し上げます。

- 有瀧真人, 太田健吾, 堀田又治, 田川正朋, 田中 克, 2003. 異なる飼育水温がホシガレイ仔魚の発育と変態に関連した形態異常の出現に及ぼす影響. 日本水産学会誌 **70**, 8-15.
- Aritaki, M., Seikai, T., 2004. Temperature effects on early development and occurrence of metamorphosis-related morphological abnormalities in hatchery-reared brown sole *Pseudopleuronectes herzensteini*. *Aquaculture* **240**, 517-530.
- Barahona-Femades, M. H., 1979. Some effects of light intensity and photoperiod on the sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax* (L.)) reared at the Centre Oceanologique de Bretagne. *Aquaculture* **17**, 311-321.
- Batty, R. S., 1987. Effect of light intensity on activity and food searching of larval herring *Clupea harengus*: a laboratory study. *Mar. Biol.* **93**, 323-327.
- Blaxter, J.H.S., Hempel G., 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer* **28**, 211-240.
- Blaxter, J. H.S., Staines, M., 1970. Pure-cone retinæ and retinomoter responses in larval teleosts. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **50**, 449-460.
- Blaxter, J.H.S., Ehrlich K.E., 1974. Changes in the behavior during starvation of herring and plaice larvae. In: Blaxter J.H.S. (Eds). *The early Life History of Fish*. Springer-Verlag, Berlin. 575-588.
- Blaxter, J. H.S., 1975. The role of light on the vertical migration of fish- a review. In: Evans, G. C., Bainbridge, R. Rackham, O., (Eds.), *Light as an Ecological Factor: Part II*. The 16th Symposium of the British Ecological Society, 26-28 March 1974, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 189-210.
- Blaxter, J. H.S., 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115**, 98-114.
- Bolla, S., Holmefjord, I., 1988. Effect of temperature and light on development of Atlantic halibut larvae. *Aquaculture* **74**, 355-358.
- Chen, H.Y., Tsai, J.C., 1993. Optimal dietary level for

- the growth of juvenile grouper, *Epinephelus malabaricus*, fed semipurified diets. *Aquaculture* **119**, 265-271.
- Dody, D. T., Yoseda, K., Hirokawa, J., Tagawa, M., Tanaka, M., 2002. Effects of thyroxin and thiourea on the metamorphosis of coral trout grouper *Plectropomus leopardus*. *Fish. Sci.* **68**, 282-289.
- Downing, G., Litvak, M. K., 1999. The influence of light intensity on growth of larval haddock. *N. Am. J. Aquacult.* **61**, 135-140.
- Duray, M.N., Estudillo, C.B., Alpasan, L.G., 1996. The effect of background color and rotifer density on rotifer intake, growth and survival of the grouper (*Epinephelus suillus*) larvae. *Aquaculture* **146**, 217-225.
- Duray, M.N., Estudillo, C.B., Alpasan, L.G., 1997. Larval rearing of the grouper *Epinephelus suillus* under laboratory conditions. *Aquaculture* **150**, 63-76.
- Duray, M., Kohno H., 1988. Effects of continuous lighting on growth and survival of first-feeding larval rabbitfish *Siganus guttatus*. *Aquaculture* **72**, 73-79.
- Fukuhara, O., 1989. Review of culture of grouper in Japan. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.* **22**, 47-57.
- 福永恭平, 野上欣也, 吉田儀弘, 浜崎活幸, 丸山敬吾, 1990. 日本栽培魚漁業協会・玉野事業場における最近のキジハタ種苗生産量の増大と問題点について. 栽培技研 **19**, 33-40.
- 濱本俊策, 真鍋三郎, 春日 公, 野坂克己, 1986. ヤイトハタ *Epinephelus salmoides* (LACEPEDE) の水槽内産卵と生活史. 栽培技研 **15**, 213-218.
- Houde, E.D., 1974. Effects of temperature and delayed feeding on growth and survival of larvae of three species of subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* **26**, 271-285.
- Hussain, N.A., Higuchi, M., 1980. Larval rearing and development of the brown-spotted grouper, *Epinephelus tauvina* (Forsk.). *Aquaculture* **19**, 339-350.
- Hunter, J. R., 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker, R., (Ed.), *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fishes*. University of Washington Press, Seattle, pp. 33-77.
- Kaji, T., Yamaoka, K., Issiki, T., Yamada, T., 1995. Mucous cell development on the body surface in larvae of the red-spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Bull. Mar. Sci. Fish. Kochi University* **15**, 117-120.
- 金城清昭, 中村博幸, 大島洋行, 中本光男, 1999. ヤイトハタの養殖試験. 沖縄県水産試験場事業報告書, 平成9年度, 135-154.
- 片山正夫, 1984. ハタ科. 日本産魚類大図鑑解説 (益田 一・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫編), 東海大学出版会, 東京, 123-124.
- 川合真一郎, 2001. 仔稚魚の消化吸收機構から見た栄養. 栽培漁業技術体系化事業基礎理論コーステキスト集 XIV (魚分類幼生の栄養要求と餌料の栄養強化). 水産庁, (株)日本栽培漁業協会, 平成13年度. 1-36.
- 萱野泰久, 丁 達相, 尾田 正, 中川平介, 1990. キジハタ稚魚に対する至適給餌頻度. 水産増殖 **38**, 319-326.
- 萱野泰久, 尾田 正, 1991. キジハタ卵の発生におよぼす水温の影響. 水産増殖 **39**, 309-313.
- 萱野泰久, 水戸 鼓, 1993. キジハタの卵発生およびふ化仔魚の生残に及ぼす塩分の影響. 栽培技研 **22**, 35-38.
- 萱野泰久, 1996. キジハタ養成親魚の産卵量の経年変化. 栽培技研 **25**, 47-52.
- 萱野泰久, 何 玉環, 1997. キジハタ仔魚の初期摂餌と成長. 水産増殖 **45**, 213-218.
- 萱野泰久, 何 玉環, 原 隆, 福永丈人, 1998. 年齢組成の異なるキジハタ親魚群の自然産出卵の卵質. 水産増殖 **46**, 213-218.
- 萱野泰久, 林 浩志, 田中丈裕, 片山敬一, 1998. 瀬戸内海白石島海洋牧場に生息する魚類の生活様式とキジハタ放流魚の生態. 栽培技研 **27**, 27-34.
- 萱野泰久, 2001. 人工漁礁域に蟄集するキジハタの食性. 水産増殖 **49**, 15-21.
- 川辺勝俊, 1999. アカハタ仔魚の初期餌料としてのいわゆるS型ワムシの有効性. 水産増殖 **47**, 403-408.
- 北島 力, 1991. マハタの卵内発生および飼育による仔稚魚の形態変化. 魚類学雑誌 **38**, 47-55.
- Kohno, H., Ohno, A., Taki, Y., 1994. Why is grouper larval rearing difficult?: a comparison of the biological natures of early larvae of four tropical marine fish species. In: Chou, L.K., Munro, A.D., Lam, T.J., Chen, T.W., Chen, L.K.K., Ding, J.K., Hooi, K.K., Kho, H.W., Phang, V.P.E., Shim, K.F.,

- Tan, C.H. (Eds.), The Third Asian Fisheries Forum. Asian Fisheries Society, Manila, Philippines, pp. 450-453.
- Kohno, H., Ordonio-Aguilar, R.S., Ohno, A., Taki, Y., 1997. Why is grouper rearing difficult?: an approach from the development of the feeding apparatus in early stage larvae of the grouper, *Epinephelus coioides*. *Ichthyol. Res.* **44**, 267-274.
- Kohno, H., 1998. Early life history features influencing larval survival of cultivated tropical finfish. In: De Silva, S. S. (Eds.), Tropical Mariculture: Academic Press, London, pp. 72 - 110.
- Kusaka, A., Yamaoka, K., Yamada, T., Abe, M., Kinoshita, I., 2001. Early development of dorsal and pelvic fins and their supports in hatchery-reared red-spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Perciformes: Serranidae). *Ichthyol. Res.* **48**, 355-360.
- Lasker, R., 1962. Efficiency and rate of yolk utilization of developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard), *J. Fish. Res. Board Can.* **19**, 867-875.
- Laurence, G. C., 1973. Influence of temperature on nutrition utilization of embryonic and prolarval tautog, *Tautoga onitis*. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 435-442.
- Liao, I. C., Su, H.M., Chang, E.Y., 2001. Techniques in finfish larviculture in Taiwan. *Aquaculture* **200**, 1-31.
- McFarland, W. N., 1986. Light in the sea-correlations with behaviours of fishes and invertebrates. *Am. Zool.* **26**, 389-401.
- Masuma, S., Tezuka, N., Teruya K., 1993. Embryonic and morphological development of larval and juvenile coral trout, *Plectropomus leopardus*. *Japan. J. Ichthyol.* **40**, 333-342.
- 升間主計, 竹内宏行, 2001. スジアラ仔魚の3タイプワムシに対する摂餌選択性. 栽培技研 **28**, 69-72.
- 益田 一, 小林安雅, 1994. 「日本産魚類生態大図鑑」東海大学出版会, 東京. 109-114.
- May, R.C., 1971. Effects of delayed initial feeding on larvae of the grunion, *Leuresthes tenuis*. *Fish. Bull.* **69**, 411-425.
- 茂木正人, 石川 健, 寺岡成樹, 伏見 浩, 2001. マダイ仔魚の内部栄養から外部栄養への転換. 水産増殖 **49**, 323-328.
- 睦谷一馬, 1988. 人工飼育におけるマコガレイ仔稚魚の成長と変態について. 水産増殖 **36**, 27-32.
- 中村博幸, 佐多忠夫, 吉里文夫, 下村宏美, 2005. 養殖ヤイトハタ等ブランド化推進技術開発事業. 沖縄県水産試験場事業報告書, 159-163.
- 仲盛 淳, 狩俣洋文, 中本光男, 呉屋秀夫, 大浜幸司, 2005. ヤイトハタ種苗生産事業. 沖縄県水産試験場事業報告書, 平成15年度, 169-172.
- Okumura, S., 1997. Seed production of grouper in Japan. The proceedings of the Second International Seminar on Fisheries Science in a Tropical Area. 97-102.
- Okumura, S., Okamoto, K., Oomori, R., Nakazono, A., 2002. Spawning behavior and artificial fertilization in captive reared spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Aquaculture* **206**, 165-173.
- 奥村重信, 津村誠一, 丸山敬吾, 2002. 水槽実験によるキジハタ幼魚保護礁の素材評価. 日本水産学会誌 **68**, 186-191.
- 奥村重信, 津村誠一, 丸山敬吾, 2003. 野外放流実験による二種類のキジハタ幼魚保護実験礁の比較. 日本水産学会誌 **69**, 57-64.
- Okumura, S., 2003. Variation in egg size spawned under different water temperatures in the red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Suisanzoshoku* **51**, 231-232.
- Puvanendran, V., Brown J. A., 2002. Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods. *Aquaculture* **214**, 131-151.
- Randall, J. E., 1990. Serranidae. In "Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea". (ed. by Randall, J.E., Allen, G. R., Steene, R.C.), University of Hawaii Press, Honolulu, pp. 105 - 115.
- 阪倉良孝, 萩原篤志, 塩谷茂明, 2006. 水槽内の流場制御によるマハタ仔魚飼育. 日本水産学会誌 **72**, 267-270.
- Sakakura, Y., Shiotani, S., Chuda, H., Hagiwara, A., 2006. Improvement of the survival in the seven-band grouper, *Epinephelus septemfasciatus*, larvae by optimizing aeration and water inlet in the mass-scale rearing tank. *Fish. Sci.* **72**, 939-947.
- Sakakura, Y., Shiotani, S., Shiozaki, M., Hagiwara, A., 2006. Larval rearing without aeration: A case study of the seven-band grouper, *Epinephelus*

- septemfasciatus*, using a wave maker. *Fish. Sci.* (In press).
- Sawada, Y., Kato, K., Okada, T., Kurata, M., Mukai, Y., Miyashita, S., Murata, O., Kumai, H., 1999. Growth and morphological development of larval and juvenile *Epinephelus bruneus* (Perciforms: Serranidae). *Ichthyol. Res.* **46**, 245-257.
- Sawada, Y., Miyashita, S., Aoyama, M., Kurata, M., Mukai, Y., Okada, T., Murata, O., Kumai, H., 2000. Rotifer-size Selectivity and optimal feeding density of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, larvae. *Suisanzoshoku* **48**, 169-177.
- Seikai, T., Tanangonan, J.B., Tanaka, M., 1986. Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **52**, 977-982.
- 瀬能 宏, 1993. ハタ科. 日本産魚類検索 (中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, 601-603.
- Shiau, S.Y., Lan, C.W., 1999. Optimum dietary protein level and protein to energy ratio for growth of grouper (*Epinephelus malabaricus*). *Aquaculture* **145**, 259-266.
- 塩澤 聡 (1999): II-I-3-(1) 種苗生産技術開発の概要. I-4-(1)スジアラ. (社)日本栽培漁業協会事業年報, 平成11年度, 171-176.
- Shoji, J., Aoyama, M., Fujimoto, H., Iwamoto, A., Tanaka, M., 2002. Susceptibility to starvation by piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae) larvae at first feeding. *Fish. Sci.* **68**, 59-64.
- 田中由香里, 阪倉良孝, 中田 久, 萩原篤志, 安元進, 2005. マハタ仔魚のワムシサイズに対する摂餌選択性. 日本水産学会誌 **71**, 911-916.
- Tandler, A., Helps, S., 1985. The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, Linnaeus; Sparidae) from hatching to metamorphosis in mass rearing systems. *Aquaculture* **48**, 71-82.
- 多和田真周, 1989. マダラハタの卵内発生と仔稚魚の形態変化. 水産増殖 **37**, 99-103.
- 照屋和久, 升間主計, 本藤 靖, 1992. 水槽内でのスジアラの産卵および産卵行動. 栽培技研 **21**, 69-72.
- 照屋和久, 2003. (3)クエの量産飼育試験. 平成14年度日本栽培漁業協会年報, 290-291.
- 照屋和久, 與世田兼三, 2006. クエ仔魚の成長と生残に適した初期飼育条件と大量種苗量産試験. 水産増殖 **54**, 187-194.
- Toledo, J.D., Golez, S.N., Doi, M., Ohno, A., 1997. Food selection of early grouper, *Epinephelus coioides*, larvae reared by semi-intensive methods. *Suisanzoshoku* **45**, 327-337.
- Toledo, J.D., Caberoy, N.B., Qunitio, G.F., Choresca, C.H., Nakagawa, H., 2002. Effects of salinity, aeration, and light intensity on oil globule absorption, feeding incidence, growth, and survival of early-stage grouper *Epinephelus coioides* larvae. *Fish. Sci.* **68**, 478-483.
- Toledo, J.D., Caberoy, N.B., Qunitio, G.F., 2004. Environmental factors affecting embryonic development, hatching and survival of early stage larvae of the grouper (*Epinephelus coioides*). In: Rimmer, M.A., McBride, S., Williams, K.C. (Eds.), *Advances in grouper aquaculture: Australian Centre for International Agriculture Research, Canberra*, pp.10-16.
- 辻ヶ堂 諦, 林 文蔵, 1982. ノミノクチの産卵生態と卵発生および仔魚について. 三重県尾鷲水産試験場事業報告, 昭和55年度, 29-34.
- 津村誠一, 2003. 7 玉野事業場 3. 地域型底層性魚類の種苗生産技術の開発 (キジハタ). 日本栽培漁業協会事業年報, (社)日本栽培漁業協会, 平成15年度, 東京, 2003; 80-81.
- 津村誠一, 高野世嗣, 小畑泰弘, 與世田兼三, 2004. II. 健全な種苗の飼育技術の開発. キジハタの初期飼育における貝化石の添加効果. 栽培漁業センター技報第1号, (独)水産総合研究センター, 東京, 45-48.
- 土橋靖史, 栗山 功, 黒宮香美, 柏木正章, 吉岡 基, 2003. マハタ種苗生産過程における仔魚の活力とその生残に及ぼす水温, 証明, およびフィードオイルの影響. 水産増殖 **51**, 49-54.
- 中国四国農政局統計情報部, 2001. 平成11年岡山件漁業の動き, 岡山農林統計協会, 岡山, 47.
- 鶴川正雄, 樋口正毅, 水戸 敏, 1966. キジハタの産卵習性と初期生活史. 魚類学雑誌 **13**, 156-161.
- Ueberschar, B., 1995. The use of tryptic enzyme activity measurement as a nutritional condition index: laboratory calibration data and field application. *ICES Mar. Sci. Symp.* **201**, 119-129.
- Wiggins, T.A., Bender, Jr. T.R., Mudrak, V.A., Coll, J.A., 1985. The development, feeding, growth,

- and survival of cultured American shad larvae through the transition from endogenous to exogenous nutrition. *Prog. Fish. Cult.* **47**, 87-93.
- Wu, F.C., Ting, Y.Y., Chen, H.Y., 2002. Docosaehxaenoic acid is superior to eicosapentaenoic acid as essential fatty acid for growth of grouper, *Epinephelus malabaricus*. *J. Nutr. Sci.* **132**, 72-79.
- Wyatt, T., 1972. Some effects of food density on the growth and behavior of plaice larvae. *Mar. Biol.*, **14**, 210-216.
- 山本和久, 與世田兼三, 2005. 飼育条件下におけるスジアラの産卵生態. 栽培漁業センター技報第4号, (独)水産総合研究センター, 東京, 9-13.
- Yamaoka, K., Nanbu, T., Miyagawa, M., Isshiki, T., Kusaka, A., 2000. Water surface tension-related deaths in prelarval red-spotted grouper. *Aquaculture* **189**, 165-176.
- Yamashita, Y., Aoyama, T., 1985. Hatching time, yolk sac absorption onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **51**, 1777-1780.
- Yamashita, Y., Aoyama, T., 1986. Starvation resistance of larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **52**, 635-639.
- Yoshida, Y., 1956. Relation between the sardine and the food plankton- III. On the growth curve of *Sardinops melanosticta*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **21**, 1007-1010.

ボトムトラッキングを用いた簡素な LADCP データ処理方法

齊藤 勉 (中央水産研究所)

LADCP データの処理において, 等時間間隔で得られた個々の相対流速プロファイルを, 各時刻について推定した ADCP 水平移動速度を加算することにより絶対流速化し, これらを単位深度毎に平均して一つの流速プロファイルを得るという独自の方法を採用した。その際, ADCP のボトムトラッキングデータを使用した。得られたデータと船底 ADCP データとの差の rms 値は, 各深度間および各調査航海間で違いは見られず, いずれも 15 cm/sec 程度であった。

No.23, 1-9 (2008)

東シナ海大陸棚上への黒潮水の進入に関する数値研究

李 浚銖 (中央水産研究所)

東シナ海大陸棚上へ進入する黒潮水の季節変動とそのメカニズムを, 数値モデル (RIAMOM) を用いて調べた。200m 等深線を横切って陸棚側に輸送される黒潮水の流量は, 冬季には 2.74Sv, 夏季には 2.47Sv, そのうち, 80m 以深からの輸送流量は冬季には 1.32Sv, 夏季には 1.64Sv となり, 夏季に下層から進入する黒潮水が多くなることがわかった。また, 水深 80m より浅い陸棚域への黒潮水の進入は, 主として夏季に台湾北東部の下層から供給される (流量 0.19Sv) ことが示された。黒潮水の進入には, 潮流に伴う海底摩擦の強化, 台湾海峡を通過する台湾暖流の流量および台湾東から東シナ海に流入する黒潮自体の流量の変動が大きな影響を及ぼしており, 夏季の浅い陸棚域への進入は台湾海峡を通過した流れによるボトムエクマン流が主因であることが示された。

No.23, 11-90 (2008)

ハタ類 3 種 (ヤイトハタ *Epinephelus malabaricus*, キジハタ *Epinephelus akaara*, スジアラ *Plectropomus leopardus*) の初期減耗要因の解明に関する研究

與世田 兼三 (西海区水産研究所)

ハタ類魚類は経済的な価値が高いために種苗生産あるいは養殖に関する研究が行われてきた。しかし, ハタ類は開口時から 10 日齢前後に生じる大きな初期減耗が量産化を阻む大きな問題となっている。

他の海産魚類では, 内部栄養から外部栄養に切り替わる所謂 critical point の摂餌状態が初期生残に大きな影響を及ぼすとされている。しかし, ハタ類の種苗生産工程下における初期減耗と密接に関わっていると推察される内部栄養期の発達過程と初回摂餌を含む外部栄養に切り替わる転換期との関係は明らかにされていない。そこでまず, ハタ類 3 種の内部栄養から外部栄養に切り替わるまでの転換期に焦点を絞って内部栄養の吸収過程を調べた。また, その知見に基づいて, 初回摂餌の遅れがハタ類の初期減耗にどのように関与しているかを調べた。その結果, ハタ類の初期減耗は critical point の初期発育が他の海産魚類に比べて不利な条件下に置かれていることに加え, 回復可能な絶食耐性時間が摂餌開始の僅か 6 時間と極めて短いことに起因するものと推察された。

したがって, ハタ類の初期生残を向上させるためには初回摂餌に関わる最適な環境要因を明らかにすることが重要である。ハタ類のみならず, 他の海産魚類の critical point と初期減耗との関連を解明することは栽培技術だけでなく, 天然仔魚の減耗要因の動態を推定する上でも大きく貢献するものと考えられる。

No.23, 91-144 (2008)

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長 玉井恭一

編集委員 松尾 豊, 武内智行, 馬場徳寿, 入江隆彦, 川原重幸, 内田卓志,
石田行正, 北川大二, 杜多 哲, 野川秀樹, 福永辰廣, 高橋正憲

平成20年 2 月29日 発行

発行所 独立行政法人 水産総合研究センター

〒220-6115 神奈川県横浜市西区みなとみらい2-3-3 クィーンズタワー B 15階

Fisheries Research Agency

Queen's Tower B 15F, 2-3-3, Minato mirai, Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa.

220-6115 Japan

<http://www.fra.affrc.go.jp>

発行者 川口恭一

印刷所 日昇印刷株式会社

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. **23**
February 2008

Bull. Fish. Res. Agen.

CONTENTS

Technical Report

- Simple LADCP data processing method with bottom tracking
Tsutomu SAITO 1

Doctoral Thesis

- A numerical study on the intrusion of Kuroshio water onto the continental shelf of the East China Sea
Joon-Soo Lee 11
- Studies on early mass mortality during hatchery rearing of three grouper species, Malabar grouper *Epinephelus malabaricus*, red spotted grouper *Epinephelus akaara*, and leopard coral grouper *Plectropomus leopardus*
Kenzo YOSEDA 91

- Abstracts (JAPANESE)** 145